

THÈSE DE
PARIS.
1888
N^o. 88.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} A. LEBLOIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT DES
CANALUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 mai 1888 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
Y. DELAGE.	} <i>Examineurs.</i>
BONNIER.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888

SÉRIE A, N° 108

N° D'ORDRE

620

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{lle} A. LEBLOIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT DES
CANAUx SÉCRÉTEURS ET DES POCHEs SÉCRÉTRICES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 mai 1888 devant la commission d'examen.



MM. HÉBERT.	} <i>Examineurs.</i>
Y. DELAGE.	
BONNIER.	

Président.

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires	{	PASTEUR.
		DUCHARTRE.
		DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
		HERMITE. Algèbre supérieure.
		TROOST. Chimie.
		FRIEDEL. Chimie organique.
		OSSIAN BONNET. Astronomie.
		DARBOUX. Géométrie supérieure
		DEBRAY. Chimie.
		TISSERAND. Astronomie.
		LIPPMANN. Physique.
		HAUTEFEUILLE. Minéralogie.
		BOUTY. Physique.
Professeurs	{	APPELL. Mécaniq. rationnelle.
		DUCLAUX. Chimie biologique.
		BOUSSINESQ. Mécanique physique et expérimentale.
		PICARD. Calcul différentiel et calcul intégral.
		POINCARÉ. Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.
		Y. DELAGE. Zoologie, Anatomie, Physiologie compa- rée.
		BONNIER. Botanique.
		DASTRE. Physiologie.
		WOLF. Physique céleste.
Professeurs adjoints		CHATIN. Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	{	JOLY. Chimie.
Secrétaire		PHILIPPON.

A

M^{ME} CAROLINE DE BARRAU

Sa fille adoptive.

A

M. PH. VAN TIEGHEM

Hommage de respectueuse reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT

DES

CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES

Par M^{lle} A. LEBLOIS.

INTRODUCTION

La fonction de sécrétion, grâce à laquelle des substances devenues inutiles à l'organisme vivant sont séparées du protoplasma des cellules, s'exerce chez les végétaux de deux façons différentes. Les matières sécrétées sont immédiatement rejetées en dehors, ou bien restent en des endroits plus ou moins déterminés du corps de la plante, mais sans jamais être repris pour constituer de nouveau du protoplasma.

Ces substances de sécrétion peuvent se trouver dans l'intérieur de cellules plus ou moins différenciées. Ainsi, par exemple, l'oxalate de chaux se rencontre souvent en cristaux dans des cellules qui ne diffèrent en rien de leurs voisines, qui, elles, en sont dépourvues. Ailleurs, au contraire, les cellules se différencient de très bonne heure et se présentent sous les aspects les plus divers. Tantôt ce sont des cellules isolées, mais qui par leur forme et leur contenu diffèrent beaucoup des cellules voisines ; telles sont, par exemple, les cellules tannifères du Sureau, les laticifères des Euphorbes, etc. Tantôt elles sont disposées en longues files comme dans les écailles du bulbe des *Allium*. Parfois, dans ces files, les cloisons transversales des cellules se résorbent, de sorte que le tissu sécréteur consiste en longs tubes constitués par un grand nombre de cellules dont tous les contenus communiquent. C'est le cas qui nous est offert par la Chélidoïne. Ailleurs de nombreux

tubes formés comme précédemment, communiquent entre eux par des files cellulaires transversales ou obliques, et l'ensemble du système sécréteur est formé par une sorte de réseau. On en trouve un exemple dans les vaisseaux laticifères des Chicoracées, etc.

Mais dans un cas tout différent du précédent, ce n'est plus à l'intérieur de cellules que se rassemblent les sécrétions, c'est dans des espaces intérieurs au corps de la plante, clos de toutes parts mais intercellulaires. Ces cavités n'ont pas de paroi propre; ce sont les membranes des cellules voisines qui constituent les parois. Ces membranes sont minces et à travers elles le liquide sécrété filtre et s'accumule dans la cavité.

Ces espaces intercellulaires se présentent sous deux formes principales. Ils peuvent être allongés et avoir la forme d'un canal plus ou moins large qui s'étend dans tout le membre de la plante. On les désigne alors par le nom de *canaux sécréteurs*. Dans un autre cas, ils sont arrondis ou elliptiques, entourés de cellules sécrétrices. Les divers auteurs qui les ont étudiés leur ont donné des noms variés : *glandes vésiculaires*, *réservoirs vésiculaires*, *glandes intérieures*, etc. M. Van Tieghem les nomme *poches sécrétrices*; c'est la désignation que nous emploierons dans tout le cours de ce travail.

Les substances renfermées dans ces organes sécréteurs sont généralement des huiles essentielles ou des matières résineuses. C'est dans de tels canaux sécréteurs que sont renfermés les principes odorants des Ombellifères; c'est à la présence de poches sécrétrices remplies d'un liquide transparent que la feuille des Millepertuis doit de sembler comme percée de petits trous, quand on la regarde à la lumière.

Quelle est l'origine de ces espaces intercellulaires? Telle est la question à laquelle nous cherchons à répondre dans ce travail. Plusieurs auteurs ont déjà fait des recherches sur ce point. Nous verrons un peu plus loin que les résultats auxquels ils sont parvenus sont à peu près concordants en ce qui concerne les canaux sécréteurs, mais que, relativement à l'origine et au mode de développement des poches sécrétrices, les

réponses faites à la question que nous venons de poser plus haut sont aussi discordantes que possible.

Ceci ne doit pas étonner outre mesure. Nous verrons en effet que le système sécréteur naît de très bonne heure chez les végétaux ; qu'il se différencie très tôt, soit dans une jeune plante, soit dans un jeune organe en voie de formation, et qu'il arrive déjà à l'état adulte, quand d'autres appareils commencent seulement à acquérir leurs caractères distinctifs. Si donc l'on veut remonter aux premiers débuts de cet appareil, l'on doit toujours s'adresser à des organes fort petits, présentant par suite à l'étude des difficultés particulières.

Après avoir étudié le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices dans diverses familles qui possèdent ces organes, nous avons rendu compte de quelques recherches expérimentales relatives au rôle des vaisseaux laticifères. Sur ce point, les résultats existant aujourd'hui dans la science sont également peu concordants ; deux opinions contraires ont cours et toutes deux s'appuient sur certains faits démontrés. Pour les uns, les laticifères contiennent des substances de réserve ; pour les autres, ce sont des matières de sécrétion. Nous ne prétendons point avoir résolu le problème, trop heureuse si les quelques faits que nous avons indiqués peuvent servir à mettre sur la voie de la solution.

Nous avons donc, après avoir fait l'*Historique* de la question, divisé notre travail en quatre parties :

Première partie. — Étude des familles qui ne possèdent que des poches sécrétrices.

Deuxième partie. — Étude des familles qui ont à la fois des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs.

Troisième partie. — Étude des familles qui présentent des canaux sécréteurs seulement.

Quatrième partie. — Recherches sur le rôle des vaisseaux laticifères.

Enfin nous terminons en donnant brièvement les *Conclusions* de ce travail.

HISTORIQUE

Guettard est l'un des premiers auteurs qui se sont occupés avec détails des organes glanduleux des plantes (1). Il a essayé une classification de toutes les formes qu'il a observées. Mais quelques productions qu'il fait entrer dans le cadre de sa classification ne sont rien moins que glanduleuses ; c'est ainsi qu'on y voit figurer les stomates, les lenticelles, les fructifications de Fougères. Une telle confusion a duré assez longtemps ; par le nom général de *glandes*, les anatomistes désignaient les choses les plus variées. En 1837, Meyen (2) considérait encore les stomates comme des glandes.

De Candolle (3) a fait précisément remarquer que l'on attribuait des propriétés sécrétrices à trop de productions diverses ; mais sur certains points il a dépassé la mesure, car pour lui les poches sécrétrices des Aurantiacées, des Myrtacées, etc., ne sont pas des organes sécréteurs. Il les désigne sous le nom de *réservoirs vésiculaires* et les considère comme contenant le suc propre des végétaux.

Mirbel (4) énumère les diverses formes d'organes glanduleux et il les divise en deux grandes catégories : les glandes *cellulaires* ou excrétoires rejetant leurs produits au dehors et les glandes *vasculaires* ou *sécrétoires* retenant à l'intérieur les substances sécrétées. C'est à lui que l'on doit d'avoir montré que les glandes du *Ptelea trifoliata* ne sont pas constituées par un tissu cellulaire plein, mais qu'elles sont formées par un massif de cellules présentant à son centre une cavité. Quant au mode de formation de cette cavité, il pense qu'elle est due à la destruction d'un tissu délicat qui en occupait primitivement la place.

(1) *Dix Mémoires sur les glandes des plantes* (*Mémoires de l'Acad. des sc.*, 1745-1756).

(2) *Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen* (Berlin, 1837).

(3) *Organographie végétale*, p. 78.

(4) *Éléments de physiologie végétale et de botanique*. Paris, 1815.

Il est difficile de se prononcer avec certitude sur la nature même de ces poches sécrétrices, si l'on n'en a pas suivi le développement dans tous ses détails. C'est ce qu'a compris M. Frank (1). Il a étudié quelques exemples : *Myrtus communis*, *Hypericum perforatum*, *Ptelea trifoliata*, et il est arrivé à cette conclusion que dans tous ces cas la cavité intérieure se forme non par *destruction*, mais par *écartement* de cellules. Les cellules qui limitent la cavité se multiplient beaucoup, et le diamètre de la cavité va en augmentant avec le nombre des cellules de bordure.

Ces résultats n'ont pas tardé à être combattus. M. Martinet (2) a fait une étude très détaillée de tous les organes doués chez les plantes de propriétés sécrétrices. Une des catégories qu'il a établie comprend ces organes qu'il désigne sous le nom de *glandes intérieures* et que nous nommons aujourd'hui *poches sécrétrices*. Il en a étudié le développement, principalement chez l'Oranger, et il arrive à des conclusions complètement opposées à celles de M. Frank. Il affirme qu'il y a réellement destruction de tissu, résorption de cellules, phénomène qui se produirait de dedans en dehors et auquel il faudrait attribuer par suite, d'abord la formation, ensuite le développement progressif de la cavité centrale. M. Martinet termine cette partie de son travail par les mots suivants : « Toutes ces glandes intérieures (des Rutacées, Hypéricinées, Myrtacées), ainsi que les organes analogues que l'on observe dans quelques autres familles, les Myoporinées, par exemple, produisent une huile essentielle plus ou moins abondante, et le plus souvent très odorante. Le tissu subit toujours un phénomène de résorption analogue à celui que j'ai signalé dans les Orangers. »

M. J. Chatin a repris la question spéciale du développement de ces glandes (3). Il a choisi ses exemples dans les princi-

(1) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1868.

(2) *Organes de sécrétion des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, 6^e série, t. XIV, 1871).

(3) *Études histologiques et histogéniques sur les glandes foliaires inté-*

pales familles qui possèdent de tels organes, le *Citrus Aurantium*, l'*Hypericum perforatum*, le *Ruta angustifolia*, le *Myrtus communis*, l'*Eucalyptus globulus*, etc.

Ses conclusions sont en tout conformes à celles de M. Martinet. Il a aussi étudié, dans quelques cas, le développement des canaux sécréteurs, et, ici encore, il pense que ces canaux se constituent par résorption d'un tissu central.

M. de Bary a rendu classique cette opinion en ce qui concerne les poches sécrétrices en la professant dans son *Traité d'Anatomie comparée* (1).

Lorsqu'un espace intercellulaire se forme par suite de la division et de la séparation en plusieurs parties d'une portion de paroi commune à deux ou plusieurs cellules, ou, si l'on veut, par suite de l'écartement de cellules voisines, les auteurs allemands disent que la cavité s'est produite suivant le mode *schizogène*. Si, au contraire, la cavité provient de la destruction et de la résorption d'un certain nombre de cellules, ils donnent à ce genre de formation le nom de *lysigène*.

Pour M. Frank, par conséquent, dans les Myrtacées, les Hypéricinées, les Rutacées, les cavités closes où se déverse l'huile essentielle se constituent d'après le procédé schizogène. Au contraire M. de Bary, s'appuyant principalement sur les recherches de M. Martinet, prétend que c'est suivant le mode lysigène.

Cependant il y a une petite famille, la famille des Myrsinées, à propos de laquelle M. de Bary énonce comme schizogène le mode de formation des poches sécrétrices. Quant à ce qui concerne les canaux sécréteurs des Composées, Ombellifères, Conifères et plusieurs autres familles, il y a accord entre les botanistes : c'est par écartement des cellules que ces canaux prennent naissance.

Assurément, il n'est pas évident que, dans les diverses familles, les poches sécrétrices doivent prendre naissance et se

rieures et sur quelques productions analogues (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. II, 1875).

(1) *Vergleichende Anatomie* (1877).

développer suivant le même procédé. Cependant l'appareil sécréteur présente un tel développement quand il existe, joue un rôle si particulier, ses cellules sont, au moins le plus souvent, si différenciées, qu'on est bien en droit de se demander si, à cette unité de rôle, ne pourrait pas correspondre une semblable unité dans le mode de formation, et si la variété signalée par les divers auteurs ne tient pas uniquement à des erreurs d'observation.

Ce qui peut encore le donner à penser, c'est le grand désaccord qui existe à ce sujet entre les divers anatomistes. Nous avons déjà signalé la discordance d'opinions entre M. Frank et quelques auteurs qui lui sont postérieurs. Les travaux effectués sur ce sujet dans les dernières années, loin de faire cesser ce désaccord, n'ont fait au contraire qu'augmenter la confusion en donnant naissance à des opinions différant de toutes les précédentes.

Ainsi nous avons dit que pour M. de Bary les poches sécrétrices se forment, chez les Rutacées, les Hypéricinées, les Myrtacées, suivant le mode lysigène, et chez les Myrsinées, suivant le mode schizogène. M. Kienast, auteur d'un travail récent (1) sur les réservoirs d'huile des *Hypericum* et des *Ruta* partage, il est vrai, l'opinion de M. de Bary relativement au *Ruta*, mais il est d'un avis opposé en ce qui concerne l'*Hypericum*.

M. Haberlandt (2) admet le procédé lysigène pour les Rutacées; mais, pour les Myrtacées et les Hypéricinées, il soutient que la cavité intercellulaire se constitue par le mode schizogène. Même il émet l'idée que dans maints cas les choses se passent d'une façon qui tient à la fois des deux procédés signalés avant lui. Il affirme que l'espace intercellulaire peut commencer à se constituer par la voie schizogène, et qu'ensuite il s'agrandit par la voie lysigène. « Je l'ai observé, dit-il, dans la feuille du *Ruta graveolens* (p. 320). » Et il ajoute :

(1) *Ueber die Entwicklung der Oelbehälter in den Blättern von Hypericum und Ruta*. Königsberg, 1885.

(2) *Physiologische Pflanzenanatomie* (1884).

« Un tel mode se produit d'ailleurs plus souvent, et cela pourrait être la cause des contradictions entre les divers auteurs relativement au mode d'origine des diverses glandes. »

M. Van Tieghem (1) pense au contraire que, dans tous les cas, c'est par écartement des cellules que se produit et se développe la cavité de la poche sécrétrice.

Enfin, tout récemment, M. Tschirch (2) admet encore l'origine lysigène pour les poches sécrétrices des *Citrus*, pour les canaux sécréteurs des *Dipterocarpus*, etc.

De nouvelles recherches sont donc indispensables pour élucider la question de l'origine et du développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Elles feront connaître si, dans les diverses familles, ces organes se forment de façons différentes, ce qui expliquerait au moins en partie les descriptions multiples données par les divers botanistes, ou bien s'il y a, comme le dit M. Van Tieghem, un mode de formation général et unique, et si le désaccord entre les auteurs qui se sont occupés de cette question tient seulement à des observations inexactes et incomplètes.

Nous n'avons parlé jusqu'ici que de l'origine et du développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Ces organes ont été aussi étudiés à un point de vue tout à fait différent.

Plusieurs botanistes ont cherché à connaître comment ces organes sont répartis dans les divers membres des plantes, et, même pour chaque membre, dans quelle région anatomique précise on les rencontre. Certains ont pensé que la disposition de ces organes pouvait avoir une signification importante au point de vue des affinités des végétaux; nous verrons dans le courant de ce travail quelques applications de cette idée. M. Trécul (3) a fourni à la science un grand nombre de don-

(1) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs* (Ann. des sc. nat., 7^e série, t. I, 1885).

(2) *Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, VI, p. 2, 19 février 1888.

(3) *Notes nombreuses à l'Académie des sciences et dans les Annales des*

nées relatives à la distribution topographique des organes sécréteurs chez les végétaux. M. K. Müller, en se fondant précisément sur les canaux sécréteurs, a comparé entre elles plusieurs familles de plantes (1).

M. Van Tieghem a ajouté beaucoup de données nouvelles aux travaux de ses devanciers. Dans deux mémoires (2), il a passé en revue les familles qui possèdent soit des canaux sécréteurs, soit des poches sécrétrices, et il en a tiré de précieux renseignements relatifs aux affinités des plantes. Ces mêmes connaissances lui ont fourni dans plusieurs cas la possibilité de fixer la place d'un genre douteux que les données organographiques seules n'avaient pas permis de classer définitivement ou que les divers botanistes descripteurs plaçaient parfois dans des familles très différentes.

Notre travail a pour but principal d'étudier le développement des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs. Néanmoins, nous avons toujours indiqué avec le plus grand soin, pour les diverses familles, les régions anatomiques dans lesquelles se trouvaient les organes étudiés, utilisant pour cela les travaux de nos devanciers et nos propres observations.

sciences naturelles (1857-1887). En particulier : *Résumé d'observations sur les vaisseaux et les sucs propres* (*Ann. des sc. nat.*, 5^e série, t. VII, 1867). — *Des vaisseaux propres chez les Clusiacées* (*Id.*, 5^e série, t. V et VI, 1866). — *Des vaisseaux propres dans les Ombellifères* (*Id.*, 5^e série, t. V). — *Des vaisseaux propres des Araliacées* (*Id.*, 5^e série, t. VII, 1867). — *Des vaisseaux propres chez les Terébinthinées* (*Id.*, 5^e série, t. VII, 1867), etc.

(1) *Vergleichende Untersuchungen der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen and Ternstræmiaceen* (*Bot. Jahrb. für Systematik*, t. II, 1882).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 5^e série, t. XVI, 1872). — *Deuxième Mémoire sur...*, etc. (*Id.*, 7^e série, t. I, 1885).

PREMIÈRE PARTIE

PLANTES QUI POSSEDENT DES POCHES SÉCRÉTRICES SEULEMENT

1

MYOPORÉES

Les plantes de cette famille ne présentent de poches oléifères que dans leur tige et leurs feuilles, et ces organes sont localisés dans l'écorce et la moelle pour la tige, dans le parenchyme pour les feuilles. Les anatomistes qui s'en sont occupés, d'accord sur leur position topographique, expliquent différemment leur mode de formation. Pour MM. Martinet (1), de Bary (2), il y a destruction progressive des cellules sécrétrices, et par suite formation d'une cavité close dans laquelle s'accumulent les produits sécrétés. M. Van Tieghem (3) pense, au contraire, que les cellules sécrétrices différenciées et primitivement unies se sont peu à peu dissociées, écartées les unes des autres, laissant entre elles un espace qui grandit à mesure que les cellules de bordure s'écartent davantage. Ce n'est qu'en suivant toutes les phases de la formation d'un de ces organes que l'on peut se faire une idée précise de son origine et de son développement.

Myoporum.

Faisons donc une coupe transversale près de l'extrémité d'une jeune tige de *Myoporum serratum*, par exemple. On aperçoit çà et là, séparées de l'épiderme par une ou deux as-

(1) *Organes de sécrétion des végétaux* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. XIV, 1871).

(2) *Vergleichende Anatomie* (1877).

(3) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des sc. nat., 7^e série, t. I, 1885).

sises cellulaires, des cellules qui ressemblent par la taille à toutes les cellules voisines, mais qui s'en distinguent par un contenu plus abondant et plus dense. Elles contiennent un gros noyau. Dans une partie un peu plus âgée, on constate (pl. VIII, fig. 1) que ces cellules, que l'on peut appeler *cellules mères de l'organe sécréteur, de la poche sécrétrice*, que ces cellules, dis-je, ont donné naissance chacune à quatre cellules filles. Le noyau unique s'est divisé et il en existe maintenant quatre, un dans chaque cellule fille. A ce moment ils sont encore très rapprochés de la cloison commune aux quatre cellules. Un peu plus tard, ces quatre cellules s'écartent l'une de l'autre et limitent ainsi en coupe un espace quadrangulaire. Les parois cellulaires qui bordent ce méat sont très minces, et les noyaux restent toujours très rapprochés de ces parois (fig. 2).

Les cellules de bordure s'accroissent alors, puis se divisent par des cloisons tangentielles et radiales, et comme elles s'écartent de plus en plus, la cavité qu'elles limitent augmente de volume. Sur une coupe transversale, on voit une lacune polygonale et autour quatre ou cinq rangées de cellules plus petites que les autres cellules corticales et qui sont allongées dans le sens tangentiel. Certaines présentent encore leur noyau. Cet état est représenté dans la figure 3 pour le *Myoporum ellipticum*.

Le développement de ces poches oléifères produit à la surface des tiges ou des feuilles autant de petites proéminences, représentées dans les figures 4 et 5 relatives au *Myoporum parvifolium*.

Quand l'organe sécréteur a atteint tout son développement (fig. 4), les cellules qui limitent la lacune sont très allongées dans le sens tangentiel, et à leur intérieur on rencontre des gouttelettes huileuses de grosseurs très variables. Ces substances sécrétées traversent ensuite les minces parois qui les séparent de l'espace intercellulaire et s'accumulent dans cette cavité.

On voit donc, par cet exposé, qu'à aucun moment du déve-

loppement il n'y a destruction de tissu. Toutes les cellules restent intactes et déversent leur contenu oléagineux dans la cavité qu'elles limitent. Si divers anatomistes sont arrivés à des conclusions opposées aux nôtres, c'est que vraisemblablement leur étude n'a porté que sur des organes adultes. Une coupe pratiquée à travers ces organes sécréteurs, si elle passe trop loin du centre de la cavité, ne montre pas trace de cette lacune. On ne voit qu'un massif de cellules à contenu épais et dense. Une autre coupe pratiquée un peu plus près fera apparaître la cavité et la montrera d'autant plus large que la coupe se rapprochera davantage du centre. Mais les parois des cellules qui bordent la lacune sont extrêmement minces et délicates. Rien n'est plus facile que de les déchirer avec le rasoir. Si cet accident arrive, on apercevra sur les bords de la lacune des portions irrégulièrement déchirées de parois cellulaires, et l'on sera alors tout à fait tenté de croire qu'en effet les cellules se détruisent peu à peu pour former la cavité. Mais, en réalité, rien de moins exact. Les choses se passent comme nous les avons décrites, et chacun pourra s'en convaincre en suivant le développement de la poche sécrétrice. Il y a d'abord une cellule unique, puis quatre cellules filles entre lesquelles se constitue un petit méat qui va en augmentant à mesure que les cellules qui le bordent augmentent de nombre et s'écartent davantage les unes des autres.

II

MYRTACÉES

Dans son *Second Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes*, M. Van Tieghem (1) a utilisé les données anatomiques que lui a fournies cette étude pour préciser davantage les affinités de certaines familles de plantes, et parfois pour fixer la place de certains genres au sujet desquels les botanistes descripteurs n'étaient pas d'accord. Il termine son travail par

(1) *Loc. cit.*

les lignes suivantes : « Par ce petit nombre d'exemples, on voit tout ce que l'anatomie comparée, à la condition d'être *faite avec précision* et d'être *appliquée avec mesure*, peut rendre de services à la détermination des affinités, et par suite à la classification des plantes. »

Les deux conditions si bien indiquées par M. Van Tieghem sont en effet également nécessaires. A propos de la position des canaux sécréteurs, par exemple, il peut être parfois difficile de fixer *avec précision* la région de la tige dans laquelle ils se trouvent. S'ils sont, par exemple, à la pointe des faisceaux du bois, il faudra beaucoup d'attention pour déterminer s'ils appartiennent au bois du faisceau ou à la moelle; et cette détermination exacte est indispensable si l'on compare entre elles les structures de deux familles de plantes. D'autre part, si l'on a découvert entre deux plantes un caractère différentiel, cela ne suffit pas pour conclure qu'elles doivent être éloignées l'une de l'autre dans la classification. Il faut apprécier la valeur de ce caractère et appliquer *avec mesure* les connaissances acquises. L'If se distingue de tous les autres Conifères par l'absence de canaux sécréteurs. Personne, néanmoins, ne s'aviserait jamais de classer l'If ailleurs que parmi les Conifères.

La famille des Myrtacées nous offre un bel exemple de l'application des principes de M. Van Tieghem et des secours qu'offre la connaissance des organes sécréteurs pour résoudre un problème de classification.

Dans leur *Genera plantarum*, MM. Bentham et Hooker divisent les Myrtacées en quatre tribus : Myrtées, Leptospermées, Chamælauciées et Lécythidées. M. Baillon met de plus dans la même famille le Grenadier que Bentham et Hooker placent dans les Lythariées. D'autre part Brongniart faisait des Lécythidées une famille spéciale, quoique voisine des Myrtacées, et du Grenadier, sous le nom de Granatées, une famille particulière aussi, et également voisine des Myrtacées.

MM. Costantin et Dufour (1) ont cherché si quelques carac-

(1) *Contributions à l'étude de la tige des Lécythidées* (Bull. de la Soc. bot. de Fr., t. XXXII, 1885, p. 115).

tères anatomiques ne venaient pas appuyer ou combattre l'une des opinions exposées ci-dessus.

Or, les Myrtacées des trois premières tribus admises par Benthham et Hooker présentent dans leur écorce des poches sécrétrices. On n'en rencontre ni dans les Lécythidées, ni dans le Grenadier. De plus il existe un autre caractère différentiel. Il y a un liber interne chez les Myrtacées; il n'y en a pas chez les Lécythidées. D'où nécessité de revenir à l'opinion de Brongniart et de séparer les Lécythidées des véritables Myrtacées, plus que ne l'ont fait les auteurs du *Genera plantarum*. Quant au Grenadier, il n'a pas de poches sécrétrices, mais il a un liber interne. Ces deux caractères existent également dans la famille des Lythariées. Cette ressemblance confirme pleinement l'opinion que Benthham et Hooker soutiennent par des raisons empruntées seulement à l'organisation florale de ces plantes.

Cet exemple fait bien voir quelle utilité l'on peut retirer de la constitution de l'appareil sécréteur pour la classification. Ce qui va suivre ne s'applique naturellement qu'aux véritables Myrtacées, les seules pourvues de poches sécrétrices.

Chez les Myrtacées on rencontre des poches sécrétrices dans l'écorce de la tige et dans le parenchyme des feuilles, surtout dans la partie de ces organes la plus rapprochée de l'épiderme supérieur.

M. Frank (1) décrit de la façon suivante la formation des poches sécrétrices chez le *Myrtus communis* :

« Le premier état est représenté par une cellule ronde à parois minces comme les cellules voisines, mais sans chlorophylle, riche en protoplasma granuleux et d'un diamètre un peu supérieur à celui des cellules à chlorophylle. Le protoplasma de la cellule mère de la poche se divise en quatre parties secondaires, entre lesquelles apparaissent des cloisons plus ou moins nettes. Une cloison se forme ensuite perpendi-

(1) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie* (1868, p. 125).

culaire aux deux précédentes, de sorte que la cellule mère s'est divisée suivant trois directions perpendiculaires et qu'il s'est formé huit cellules filles se touchant au centre de la cellule mère primitive. Ces phénomènes terminés, la première goutte d'huile apparaît au centre, au point où se touchaient d'abord les cellules qui maintenant bordent le réservoir; puis l'huile s'avance du centre vers la périphérie, entre les parois qui séparent deux cavités cellulaires, voisines et arrive à faire des saillies en demi-cercles dans la cavité; elle apparaît donc comme une substance sécrétée par ce groupe de cellules. La croissance du tissu environnant augmente les dimensions de l'organe producteur d'huile. Les cellules de bordure subissent, soit l'une, soit l'autre, une division; leur membrane, primitivement hémisphérique, devient plane; par suite, l'espace intercellulaire augmente et la substance sécrétée est aussi plus abondante. »

Cette description est précise et détaillée. M. Frank a cependant rencontré de nombreux contradicteurs.

M. Martinet (1), par exemple, pense que la description qu'il a donnée du *Citrus Aurantium* et d'après laquelle c'est par résorption de cellules que se développe la poche sécrétrice, pense, dis-je, que sa description s'applique aux organes sécréteurs des Myrtacées.

Telle est aussi l'opinion de M. J. Chatin (2) qui a étudié le développement de ces organes dans un certain nombre d'espèces, et pour qui c'est toujours de la même manière que se développent les glandes intérieures, par destruction et par résorption de tissu.

A propos du *Myrtus communis*, il indique qu'une cellule se multiplie de façon à former un petit massif de cellules sécrétrices, puis il ajoute : « La glande étant parvenue à son état complet de développement, les cellules centrales se désagrègent et disparaissent; les autres persistent encore quelque temps, puis se rompent, mettant en liberté l'oléorésine qu'elles ren-

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

ferment, et la glande n'est plus représentée dès lors que par une lacune plus ou moins grande, généralement arrondie, et renfermant un certain nombre de globules d'huile essentielle. »

M. de Bary (1) dit aussi que, sans avoir fait d'observations personnelles, il pense que le développement est lysigène comme chez les Rutacées.

D'autre part, M. Haberlandt (2) admet pour les Myrtacées le mode de développement schizogène et, comme pour la famille précédente, comme pour celles que nous verrons plus loin, M. Van Tieghem (3) dit s'être assuré qu'il n'y a jamais destruction de tissu, mais écartement des cellules.

Une telle discordance d'opinions rendait nécessaire de nouvelles recherches. Nous nous sommes efforcée de suivre dans plusieurs espèces le développement des poches sécrétrices.

Les organes sécréteurs des Myrtacées qui présentent le plus grand développement sont ceux de l'écorce. Ce sont eux que nous choisissons pour l'étude, et nous allons prendre pour premier exemple ceux de l'*Eucalyptus callosa*.

***Eucalyptus callosa*.**

La cellule mère d'une poche sécrétrice est séparée de l'épiderme par une seule assise de cellules. Cette cellule, plus riche en protoplasma que les voisines, se divise en quatre cellules filles qui se séparent, limitant un petit méat (pl. VIII, fig. 6). Puis, ces cellules s'allongent beaucoup, tangentiellement à la surface de la poche qui augmente de volume (fig. 7). Puis, ces quatre cellules, par des divisions radiales, donnent naissance à un plus grand nombre d'autres. Les parois des cellules de bordure qui limitent la cavité sont très minces. Celles de ces parois qui confinent aux cellules corticales ordinaires ont une épaisseur remarquable (fig. 8).

Dans chaque poche, le nombre de gouttelettes d'huile n'est

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

pas bien grand. Dans une coupe on n'en aperçoit généralement qu'une seule. Sa situation mérite de nous arrêter quelques instants.

Cette gouttelette huileuse n'est pas libre dans la cavité intercellulaire. La membrane cellulaire dans laquelle elle s'est formée a poussé dans l'intérieur de la lacune un prolongement qui s'est arrondi et qui est rattaché par un court et mince pédicelle à la cellule. C'est dans ce prolongement que se rend la goutte d'huile, sans qu'aucune cloison le sépare de la cellule qui lui a donné naissance. On a donc là une sorte de *poil glanduleux interne*. Il ressemble beaucoup à certains poils glanduleux épidermiques. Comme eux, il a sa membrane fortement cutinisée et rougissant par la fuchsine ammoniacale, tandis que les autres cellules de bordure conservent mince la paroi correspondante.

Les figures 9 et 10 de la planche VIII représentent la formation de ce poil. La cellule de bordure commence par proéminer en forme de papille surbaissée dans la cavité intercellulaire (fig. 9); puis la proéminence augmente et devient sphérique; elle ne tient plus à la cellule de bordure que par un pédicelle court et étroit. Aucune membrane ne l'isole ni elle ni son contenu huileux.

Ce mode de formation ne peut s'expliquer si les poches sécrétrices des *Eucalyptus* se constituent par destruction de tissu. Au contraire, rien de plus facile à comprendre, si c'est à un simple écartement des cellules que la poche doit son origine. D'ailleurs, le développement de l'organe tout entier n'est pas très difficile à suivre.

Myrtus.

Prenons comme second exemple les poches sécrétrices des plantes du genre *Myrtus*. En pratiquant des coupes transversales dans la tigelle ou dans une jeune tige de *Myrtus microphylla* par exemple, nous voyons que la poche sécrétrice a une origine plus externe encore que dans l'*Eucalyptus*. C'est

une *cellule épidermique* qui lui donne naissance. Cette cellule (pl. VIII, fig. 41) ne diffère pas sensiblement par sa taille des autres cellules de l'épiderme; seulement elle possède un contenu plus abondant et oléagineux.

Comme dans l'*Eucalyptus callosa*, cette cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, donnent naissance à un méat intercellulaire. Les deux cellules extérieures se divisent chacune par une cloison tangentielle (fig. 42), de sorte qu'à cet état, si l'on n'avait pas suivi le développement, l'on pourrait croire que les cellules épidermiques situées en dehors de la poche sécrétrice sont simplement plus petites que les autres cellules de l'épiderme, mais que la poche a pris naissance dans une assise cellulaire plus interne. Les autres cellules de bordure se divisent, elles aussi, par des cloisons tangentielles, puis par des cloisons radiales, de sorte qu'elles sont notablement plus petites que les cellules corticales environnantes. Le volume de la lacune s'accroît, et l'organe sécréteur, en même temps qu'il pénètre dans les assises corticales plus intérieures, fait légèrement saillie vers l'extérieur. L'huile formée dans les cellules sécrétrices traverse les minces parois qui limitent la poche et se répand à son intérieur.

Chez le *Myrtus latifolia* (pl. VIII, fig. 42) et le *Myrtus communis* (fig. 43), les choses se passent comme chez le *Myrtus microphylla*. Toujours l'organe sécréteur tire son origine d'une cellule épidermique.

Melaleuca decussata.

Enfin chez le *Melaleuca decussata* (pl. VIII, fig. 44 et 45), la poche sécrétrice se forme encore de la même manière que précédemment. Toujours division de la cellule mère en quatre cellules filles; écartement de celles-ci, puis division par des cloisons tangentielles et radiales, enfin augmentation progressive du volume de la lacune. Ici la cellule mère de la poche sécrétrice est corticale; elle appartient à l'assise cellulaire sous-épidermique.

III

RUTACÉES

Les plantes de la famille des Rutacées possèdent des poches sécrétrices dans l'écorce de leur tige et dans le parenchyme de leurs feuilles, abondantes surtout près de la face supérieure du limbe.

C'est à propos de cette famille que la divergence est la plus grande entre les divers botanistes qui ont étudié le mode de développement de ces glandes. Nous avons vu dans l'historique que c'est Mirbel (1) qui, le premier, a nettement indiqué pour l'écorce du *Ptelea trifoliata* que l'huile essentielle était contenue, non dans des cellules, mais dans une cavité close de toutes parts, et qu'il pensait que cette cavité avait pour origine un massif de cellules toutes unies entre elles au début, mais se détruisant progressivement plus tard. M. Frank (2) a étudié lui aussi l'écorce du *Ptelea trifoliata*, et il est arrivé à des résultats bien différents de ceux de Mirbel. Voici comment il décrit la formation de la poche sécrétrice :

« Dans l'écorce du *Ptelea trifoliata*, les réservoirs sécrétant l'huile essentielle proviennent, à l'époque où les entre-nœuds sont encore très courts, d'une cellule mère qui se distingue des autres cellules corticales par une grosseur notable. A cet état de développement, elle renferme comme les autres cellules un protoplasma dense et finement granuleux.

« Des coupes transversales montrent un peu plus tard le corps protoplasmique séparé en quatre parties qui commencent à s'amollir vers le milieu, tandis qu'elles se revêtent d'une membrane très mince; par suite, il se forme un espace intercellulaire qui se montre bientôt rempli d'huile essentielle. Le tissu tout entier est encore riche en protoplasma; seulement les cellules de bordure, ainsi que les quelques assises environ-

(1) *Exposition et défense*, etc., p. 179.

(2) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie* (1868, p. 127).

nantes, sont incolores et à parois très minces, tandis que les autres cellules corticales renferment déjà de la chlorophylle et présentent des parois cellulaires un peu plus épaisses.

« Jusqu'à l'état de complet développement, les cellules de bordure s'accroissent encore un peu ; leur protoplasma devient un peu moins dense ; les parois cellulaires qui les séparent restent unies et leur partie libre est bombée du côté de la lacune centrale. »

Cette description ne manque assurément pas de netteté. La division de la cellule mère de l'organe sécréteur et le premier début de la cavité sont indiqués avec précision ; et l'opposition entre les cellules corticales ordinaires qui sont chlorophylliennes, et les quelques assises qui entourent la cavité et sont formées de cellules incolores, donne à penser que ces dernières proviennent des divisions des premières cellules filles sécrétrices. Pour M. Frank, par conséquent, c'est suivant le mode schizogène que se constituent les poches sécrétrices dans l'exemple qu'il a étudié.

Mais le mode de formation lysigène ne tarda pas à trouver des défenseurs. M. Rauter (1), en 1871, reprit, en la précisant, l'explication de Mirbel. Il a étudié les poches sécrétrices du *Dictamnus Fraxinella* et il en décrit la formation de la manière suivante :

« Les glandes intérieures de la Fraxinelle se trouvent en plus grand nombre sur la face supérieure de la feuille dépourvue de stomates, où elles sont perceptibles à la loupe comme de petites ponctuations qui, par transparence, paraissent plus claires que le reste du tissu de la feuille. Elles se montrent aussi irrégulièrement sur la face inférieure de la feuille et sur la tige.

« Placées immédiatement au-dessous de l'épiderme, ces glandes représentent des espaces en forme de globes creux. Elles sont remplies d'une masse, la plupart du temps verdâtre. Dans cette masse nage une grosse goutte d'huile essentielle.

(1) *Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde* (Denkschriften der Wiener Academie, t. XXXI, 1872).

déjà résineuse. Le début de leur développement a lieu lorsque les cellules en palissade de la face supérieure de la feuille ont leur forme caractéristique. Le premier état de chacune de ces glandes intérieures provient toujours de deux cellules, à savoir : l'une épidermique, l'autre placée immédiatement au-dessous.

« La cellule épidermique se divise en quatre cellules placées en croix, dont chacune se divise par une cloison parallèle à la surface de l'organe qui les porte. Il en résulte quatre cellules supérieures qui, dans la suite, se multiplient encore et forment l'enveloppe à une seule assise de cellules qui limite vers l'extérieur la cavité de la glande, et quatre cellules inférieures qui prennent part à la formation du tissu de la glande et jouent du reste un rôle secondaire, car la masse principale du corps de la glande est un produit des cellules en palissade déjà mentionnées.

« A des états plus âgés, commence la résorption graduelle des parois cellulaires. Cette résorption progresse du centre de la glande vers l'extérieur et, par suite, de petites gouttes d'huile viennent s'agglomérer en une grosse goutte. »

Cette description ne paraît pas moins précise que celle de M. Frank; même les divisions de cellules y sont indiquées avec plus de détails. C'est cela, sans doute, qui a contribué à faire admettre que ce mode de formation lysigène des poches sécrétrices de la Fraxinelle était réellement le véritable.

D'ailleurs plusieurs observateurs ont émis la même opinion que M. Rauter. Ainsi M. Martinet (1) dans son *Mémoire sur les Organes de sécrétion des végétaux* a cité le *Dictamnus*. C'est à propos des poils glanduleux de cette plante qu'il parle de résorptions de cellules. Mais dans la partie de son travail relative à ce qu'il appelle les *glandes intérieures*, ces organes mêmes que nous désignons sous le nom de *poches sécrétrices*, il étudie le développement de ces glandes dans le fruit du *Citrus Aurantium*, et la description qu'il en donne ressemble beaucoup à celle de M. Rauter relative à la Fraxinelle.

(1) *Organes de sécrétion des végétaux* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. XV, 1871).

Pour le *Ruta angustifolia* M. J. Chatin (1) est du même avis : « Les glandes foliaires, dit-il, d'abord unicellulaires, arrivent rapidement à constituer un ensemble cellulaire continu ; mais les choses demeurent peu en cet état ; les cloisons des cellules centrales se déchirent, disparaissent et bientôt il ne reste plus, à la place qu'elles occupaient, qu'un vide rempli de granules oléorésineux. »

Ce mode de formation des organes sécréteurs chez les Rutacées est entièrement admis par M. de Barry, qui dit dans son traité classique d'anatomie (2) : « Le développement des lacunes oléifères est, dans tous les cas, lysigène, quoique M. Frank voie dans le *Ptelea trifoliata* le développement schizogène. La description la plus exacte du développement est donnée par M. Rauter pour les lacunes oléifères situées sur la face supérieure de la feuille du *Dictamnus*. »

Enfin, dans un travail récent, M. Kienast (3) a encore confirmé une telle explication. Il s'exprime ainsi au sujet du *Ruta* :

« L'ébauche des réservoirs d'huile a lieu dans la feuille de très bonne heure, mais non simultanément. La cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, au même degré de développement que les cellules du réservoir d'huile de l'*Hypericum*, leur sont exactement semblables, mais présentent des parois délicates.

« Des cloisons, traversant les cellules dans les directions les plus différentes, forment un massif à nombreuses cellules ; au centre se forme une goutte d'huile qui peut grossir par la résorption des cellules isolées jusqu'à remplir l'espace central. Le développement est lysigène. »

On voit par cet exposé que la formation par destruction de cellules des poches sécrétrices des Rutacées a de nombreux

(1) *Études histologiques et histogéniques*, etc. (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. II, 1875).

(2) *Vergleichende Anatomie*.

(3) *Ueber die Entwicklung der Oelbehälter in den Blättern von Hypericum und Ruta*. Koenigsberg, 1885.

partisans. Cependant l'accord n'est pas complet entre les botanistes.

Ainsi, par exemple, M. Haberlandt dans son *Anatomie physiologique des végétaux* (1) admet, il est vrai, d'une façon générale le développement lysigène; mais il dit cependant que dans maint cas, l'espace glanduleux s'est d'abord formé par voie schizogène, mais qu'il s'agrandit par le procédé lysigène : « J'ai observé, dit-il, un tel mode de développement dans la feuille du *Ruta graveolens*. » Et il ajoute : « Un tel fait se produit peut-être plus souvent et ce serait alors la cause des contradictions nombreuses qui existent entre les différents auteurs, relativement à la formation des diverses glandes. »

Enfin, M. Van Tieghem (2), dans son second *Mémoire sur les canaux sécréteurs*, émet l'opinion que toujours chez les Rutacées, comme chez les Myrtacées et les Hypéricacées, c'est par écartement des cellules que prennent naissance les poches sécrétrices.

Ces grandes divergences de vues entre les divers botanistes rendent nécessaires de nouvelles recherches. Nous avons suivi le développement des *poches sécrétrices* dans plusieurs espèces de la famille des Rutacées, et toutes nous ont fourni le même résultat. Voici quelques exemples :

Citrus Aurantium.

Les poches sécrétrices sont situées dans l'écorce de la tige et dans la feuille, surtout à la partie supérieure du limbe. Ces organes les présentent de très bonne heure. On les rencontre, par exemple, à un degré assez avancé de développement dans une feuille qui n'a pas plus de 1 ou 2 millimètres de longueur.

Si nous les étudions dans une tigelle, nous constatons qu'elles prennent naissance dans l'épiderme. Une cellule de cette membrane a la même forme et la même taille que ses

(1) *Physiologische Pflanzenanatomie*.

(2) *Annales des sciences naturelles*, 7^e série, t. I, 1885.

voisines, mais son contenu protoplasmique est plus dense. Cette cellule, par deux cloisons en croix, se divise en quatre cellules filles (pl. VIII, fig. 16) qui s'accroissent vers l'intérieur de la tigelle en repoussant les tissus sous-jacents (pl. VIII, fig. 17); puis elles s'écartent l'une de l'autre de façon à laisser au centre un petit méat intercellulaire qui, à peine formé, reçoit déjà l'huile essentielle que lui abandonnent les cellules de bordure. Puis ces cellules s'aplatissent dans le sens tangentiel et s'écartant davantage augmentent le volume du méat (fig. 19). Les deux cellules extérieures se divisent par une cloison parallèle à la surface de la tigelle et les deux cellules les plus extérieures ainsi formées sont alors notablement plus petites que les autres cellules épidermiques (fig. 19); les deux autres cellules continuent à former la paroi de la poche sécrétrice. Puis, toutes ces cellules de bordure s'accroissent et se divisent radialement et tangentiellement de telle façon qu'à l'état adulte (fig. 20) la poche est très grande et est entourée de plusieurs assises de cellules allongées parallèlement à la surface de la poche. L'assise la plus interne présente des cellules dont les membranes qui servent de parois à la cavité sont extrêmement minces. A cause du contenu assez épais et de la poche et des cellules qui la limitent, elles sont très difficiles à voir, et pour les apercevoir nettement, il est bon de les colorer fortement, par le brun d'aniline par exemple.

Il n'est pas inutile, pour bien faire voir la précocité de la formation de l'appareil sécréteur, d'indiquer par exemple le degré de différenciation auquel sont parvenus le bois et le liber au moment où la poche sécrétrice a atteint le développement donné.

Si nous pratiquons une coupe transversale de la tigelle au moment où les poches sécrétrices se présentent à l'état indiqué dans la figure 17, voici ce que nous constatons (fig. 18) :

L'écorce se termine intérieurement par un endoderme à grandes cellules dont les parois radiales présentent les plissements bien connus. Dans le cylindre central se voit, d'abord, une assise formée de cellules parenchymateuses plus petites

que celles de l'endoderme et, contre cette assise, commencent à se différencier de petits ilots de liber qui, par le bleu d'aniline, se colorent un peu plus fortement que les parties purement parenchymateuses de l'écorce ou du cylindre central. Les vaisseaux du bois sont isolés et ne forment pas une zone continue; leurs parois sont peu lignifiées. On peut dire que l'appareil sécréteur est à ce moment à un état de développement plus avancé que l'appareil libéro-ligneux.

Boronia elatior.

Les poches sécrétrices sont réparties dans les mêmes organes que chez les *Citrus*; cependant elles sont assez rares dans la tige; on en rencontre difficilement une de loin en loin. Dans la feuille, elles sont nombreuses, et éparses dans tout le limbe, dans le parenchyme en palissade, comme dans le tissu lacuneux.

Quant à la structure et au mode de développement de ces poches sécrétrices, les choses se passent d'une manière très semblable à ce qui se produit chez les *Citrus*.

Coleonema album.

Comme chez le *Boronia*, il y a fort peu d'organes sécréteurs dans la tige; ils sont au contraire abondants dans les feuilles et disséminés dans tout le parenchyme. Ce parenchyme est d'abord homogène, et à un état plus avancé du développement de la feuille il devient tout entier lacuneux. Les poches sécrétrices se forment comme dans les espèces étudiées précédemment.

Diosma cordata.

Il y a très peu de poches sécrétrices dans la tige. En revanche sur cette tige il y a de nombreux poils glanduleux analogues à ceux de la Fraxinelle. Une *cellule épidermique* s'est divisée et a donné naissance à un organe constitué par un petit pédicelle que surmonte une masse arrondie d'un petit

nombre de cellules sécrétrices. Les poches sécrétrices se forment encore par division d'une cellule mère unique, en quatre cellules filles, écartement de ces dernières, etc.

Les diverses espèces que nous venons d'étudier appartiennent à des tribus diverses de la famille des Rutacées : le *Citrus* est de la tribu des *Aurantiées*, le *Boronia* de la tribu des *Boroniées*, le *Diosma* et le *Coleonema* de la tribu des *Diosmées*. Partout nous avons trouvé le même mode de développement. Il n'y a jamais résorption de tissus, mais toujours écartement des cellules et par suite production d'une cavité dans laquelle s'accumulent les substances secrétées. Nous sommes obligée de renoncer à l'explication fournie par le plus grand nombre des observateurs qui ont récemment étudié la question dont nous nous occupons, et de revenir à l'opinion émise par M. Frank il y a près de vingt ans.

IV

MYRSINÉES

Comme dans les familles précédentes, les Myrsinées présentent des poches sécrétrices dans la tige et les feuilles. Mais ici, on ne les rencontre pas exclusivement dans l'écorce de la tige. On en trouve, ou plutôt on peut en trouver aussi également dans la moelle. Je dis : on peut en trouver, parce que leur présence dans cette région n'est pas constante chez tous les genres de la famille. Les uns, comme le *Myrsine*, n'en ont que dans l'écorce ; les autres, tel par exemple le genre *Choripetalum*, en possèdent à la fois dans l'écorce et dans la moelle. Bien plus, il peut arriver, dans un même genre, que l'on rencontre les deux dispositions. Certaines espèces du genre *Ardisia* en ont uniquement dans l'écorce, tandis que d'autres espèces en présentent et dans l'écorce et dans la moelle.

Les anatomistes sont actuellement d'accord pour reconnaître que chez les Myrsinées c'est par le procédé schizogène que prennent naissance et se développent les poches sécré-

trices (1). Cela nous permettra de nous contenter de décrire un seul exemple. Voici comment les choses se passent dans le pétiole du *Myrsine africana*.

Myrsine africana.

Les poches sécrétrices sont disposées en un arc au-dessus de l'arc libéro-ligneux. Elles prennent naissance dans l'écorce, et la cellule mère de chacune est séparée de l'épiderme par deux à trois assises cellulaires. La cellule mère se divise en quatre cellules filles, entre lesquelles se forme bientôt un petit méat (pl. VIII, fig. 21). Les cellules de bordure augmentent en nombre et la lacune augmente en volume (fig. 22); sur une coupe transversale du pétiole qui passe par l'axe d'une poche adulte, il y a environ une dizaine de cellules de bordure (pl. IX, fig. 23). Les parois tournées vers la lacune sont très minces; au contraire les parois communes aux cellules qui limitent la cavité et aux cellules voisines sont remarquablement épaisses.

En résumé, nous avons étudié, chez plusieurs familles de plantes qui ne possèdent comme organes sécréteurs que des poches sécrétrices, le mode de développement de ces organes. Pour trois d'entre elles, il y avait désaccord complet entre les descriptions données par les divers auteurs. Pour ces trois familles, nous avons toujours trouvé le même mode de développement, celui-là même reconnu comme exact par tous dans la quatrième famille. Nous pensons donc pouvoir affirmer que, chez toutes, ces organes, qui ont un rôle identique, ont également une structure et une évolution identiques.

(1) Voy. de Bary, *loc. cit.*, p. 219. — Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 57.

DEUXIÈME PARTIE

PLANTES QUI ONT A LA FOIS DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES

V

COMPOSÉES

La famille des Composées est peut-être celle qui possède les appareils sécréteurs les plus développés et surtout les plus variés. L'épiderme présente fréquemment des poils glanduleux. Dans le parenchyme cortical on rencontre souvent des cellules éparses qui, sans être différenciées par rapport à leurs voisines, jouent cependant un rôle sécréteur particulier puisqu'elles se remplissent d'huile essentielle. Plusieurs tribus offrent des canaux sécréteurs d'origine endodermique ; dans une des tribus, le péricycle contient un système très développé de laticifères ; il peut également se former des laticifères dans le liber secondaire. La moelle enfin, dans bon nombre de genres est le siège de canaux sécréteurs. Il existe enfin, çà et là, des poches sécrétrices et des cellules isolées à contenu laiteux et résinifère.

On peut dire d'autre part, à de rares exceptions près, que les trois membres de la plante, racine, tige et feuille, possèdent soit l'un, soit l'autre de ces systèmes sécréteurs.

Nous croyons donc utile de rappeler brièvement la disposition générale de ces appareils dans l'ensemble de la famille des Composées.

Les Liguliflores possèdent des *vaisseaux laticifères* ; les trois autres tribus, Tubuliflores, Radiées, Labiatiflores, présentent des *canaux sécréteurs*.

Les *laticifères* des Liguliflores sont constitués par des cellules qui se sont fusionnées entre elles de façon à former un réseau ; pour la *racine*, c'est dans le *liber primaire* qu'on les

rencontre ; pour la *tige* et les *feuilles*, c'est dans le *péricycle*. Ces deux systèmes distincts ne sont pas séparés ; à la partie inférieure de la *tigelle* ils existent simultanément et contractent entre eux de nombreuses anastomoses. Ce système péricyclique de la *tige* se continue dans la région correspondante des *feuilles*. Nous ajouterons que dans ces deux organes, le *liber secondaire* contient fréquemment des laticifères.

Les *canaux sécréteurs* des autres tribus tirent leur origine de l'*endoderme*, ils sont situés dans la *racine en face des faisceaux libériens*, et dans la *tige* et la *feuille* généralement *en face des faisceaux libéro-ligneux*, quelquefois *alternant avec eux*. Diverses Labiatiflores n'en présentent pas trace ou bien en possèdent dans la *racine* sans en avoir dans la *tige* et les *feuilles*.

Chez certaines Radiées, le *Tagetes* par exemple, les canaux de la *tige* ne se continuent pas sans interruption dans les *feuilles*. Ces derniers organes, au lieu de canaux continus, ne présentent plus que des poches sécrétrices. « Les poches oléifères de la *feuille* des Tagétinées ne sont que des canaux sécréteurs interrompus, et en quelque sorte émiettés (1). »

Certaines Tubuliflores et certaines Radiées, outre leurs canaux endodermiques, présentent dans leur *tige* des canaux oléifères, formés dans la *moelle*. Quand il n'y en a que dans l'*endoderme*, ces canaux s'arrêtent parfois au niveau de l'insertion des *feuilles* qui en sont alors dépourvues : c'est le cas par exemple de l'*Echinops exaltatus*, mais le plus souvent ils pénètrent dans la *feuille*. Si la *tige* possède des canaux médullaires, ces canaux se retrouvent dans la *feuille* à la partie supérieure du *limbe*. Ex. : *Helianthus tuberosus*, *Dahlia variabilis*.

En outre plusieurs Tubuliflores (2) : *Carduus*, *Cirsium*, *Lappa*, etc., possèdent dans leurs tiges des cellules isolées qui renferment un contenu résinifère et laiteux.

(1) Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. XVI, 1872).

(2) Trécul, journal *l'Institut* (1862).

Comme les laticifères des Liguliflores, ces cellules sont situées dans le périecyle et aussi dans le liber secondaire. Les deux tribus des Tubuliflores et Liguliflores ne présentent donc pas entre elles, au point de vue de leurs organes de sécrétion, une différence aussi absolue que nous l'avons dit un peu plus haut. Il y a d'ailleurs d'autres exemples de transition.

Le caractère général des Liguliflores est en effet de ne point posséder de canaux sécréteurs. Leur endoderme est simple, à l'opposé de celui des Tubuliflores, qui est dédoublé dans les régions sécrétrices. Cependant chez le *Cichorium Intybus*, le *Lampsana communis*, dans la racine, l'endoderme se divise en face des faisceaux libériens, mais les cellules n'arrondissent pas leurs angles, et il ne se forme aucun méat. Dans le *Tragopogon porrifolius* un pas de plus est fait : il y a dédoublement des cellules de l'endoderme et formation de méats ; seulement il ne s'y déverse pas d'huile. Enfin chez le *Scolymus grandiflorus*, le *Scorzonera hispanica*, il y a un véritable système de canaux sécréteurs rapprochés en arc.

D'autre part la majorité des Tubuliflores ne présentent pas de laticifères. Cependant dans plusieurs genres : *Carduus*, *Cirsium*, *Lappa*, Meyen, M. Trécul (1), M. Van Tieghem (2) ont signalé qu'il existait des laticifères. « Les racines du *Cirsium arvense*, dit M. Van Tieghem, et la région inférieure de sa tige sont pourvues des canaux oléifères habituels à ses congénères, mais sans qu'il y ait de vaisseaux laticifères dans le liber des faisceaux. Dans la région supérieure de la tige, les canaux oléifères continuent à s'élever le long des cornes de l'arc libérien de chaque faisceau, et en même temps un latex abondant s'écoule de vaisseaux laticifères situés au bord externe de cet arc libérien. Les deux appareils coexistent ici dans la tige, comme ils coexistaient dans la racine des *Scolymus*. Mais, dans la feuille, les canaux oléifères cessent bientôt et l'on voit, en revanche, les laticifères se multiplier au bord externe de cet arc libérien. Ainsi les deux appareils, isolés dans la racine et

(1) Journal *l'Institut* (1862).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs*, p. 136.

dans la feuille, coexistent dans la tige, au moins dans sa région supérieure. » N'est-il pas intéressant de constater, au point de vue anatomique, des transitions entre deux cas extrêmes bien tranchés, comme l'on en constate parfois pour les caractères organographiques dans diverses familles de plantes?

M. Trécul (1) est un des premiers botanistes qui se soit occupé avec détails des canaux sécréteurs et des vaisseaux laticifères des Composées. Il a nettement indiqué que les canaux sécréteurs étaient dépourvus de parois propres, et il a signalé plusieurs genres comme présentant, à la fois, et laticifères et canaux sécréteurs; mais malgré la différence de constitution de ces deux sortes d'organes, il pensait qu'il y avait entre eux des relations d'union.

Un autre travail sur la même question est dû à M. Müller (2). Nous ferons remarquer que M. Müller place en dehors de l'endoderme les canaux oléifères des racines qui cependant doivent leur origine à des cellules de cette assise. Cette inexactitude provient de ce que l'auteur a confondu l'*endoderme* avec le *péricycle*, ou, si l'on préfère ces expressions, la *gaine protectrice* avec l'*assise rhizogène*. De plus, il pense que ces canaux oléifères naissent en six endroits en face des faisceaux du bois et en face des faisceaux du liber. En réalité il ne s'en forme qu'en trois endroits, uniquement en face des groupes libériens que l'auteur appelle fort inexactement « second système centripète de rayons ligneux ».

M. Van Tieghem dans deux mémoires successifs (3) a fourni à la science un très grand nombre de données sur les organes sécréteurs des Composées. Il a montré qu'on ne peut en aucune façon admettre l'opinion de M. Trécul relative aux relations entre les vaisseaux laticifères et les canaux sécréteurs. « Les

(1) Journal *l'Institut* (1862).

(2) N. Müller, *Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ætherischen Öle, Gummi and Gummiharze, und die Stellung der Secretionsbehälter in Pflanzenkörper* (Jahrb. f. wissench. Bot., 1866-1867, t. V).

(3) Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. XVI, 1872). — *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Id., 7^e série, t. I, 1885).

appareils laticifère et oléifère des Composées, dit-il, ne sont pas, comme M. Trécul semble l'admettre, les deux parties d'un seul et même système qui se prolongerait en se modifiant dans des organes différents, mais bien deux systèmes indépendants qui peuvent coexister à un niveau donné dans le même organe. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'il peut exister entre eux un certain balancement physiologique. »

M. Van Tieghem a fixé avec précision les régions anatomiques dans lesquelles se trouvaient les divers organes sécréteurs et fait ressortir avec force, d'après l'exemple des Liguliflores, chez lesquelles les laticifères existent pour la racine dans le liber primaire, tandis que pour la tige et la feuille c'est dans le péricycle, la nécessité d'étudier avec soin la répartition des organes sécréteurs dans tous les membres d'une plante et de ne jamais conclure, d'après ce que l'on a vu dans l'un, ce qui se passe dans l'autre.

Dans diverses communications à la Société botanique de France (1), ainsi que dans son Mémoire sur la tige des Composées (2), M. Vuillemin a encore fait connaître un grand nombre de faits intéressants relatifs aux organes sécréteurs des Composées. C'est lui, par exemple, qui a signalé ce fait, que dans les *Senecio cordatus* et *Cineraria*, le canal oléifère a pour cellule mère la cellule *interne* provenant d'une division tangentielle d'une cellule endodermique; la cellule externe, formée en même temps, prend les plissements caractéristiques de l'endoderme, de sorte que le canal sécréteur est *en dedans* de l'assise à plissements. C'est généralement le contraire qui a lieu, de façon que le canal se trouve *en dehors* de cette même assise.

Tels sont les principaux travaux qui ont fait connaître la nature et le mode de répartition des organes de sécrétion dans

(1) Vuillemin, *Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées* (Bull. Soc. bot., t. XXXI, 1884, p. 108). — *Note sur le système des canaux sécréteurs* (Id., t. XXXI, p. 266). — *L'endoderme du Senecio Cineraria* (Id., t. XXXIII, 1886, p. 538).

(2) Vuillemin, *Tige des Composées* (1884).

la famille des Composées. Nous avons étudié le développement des canaux oléifères du genre *Tagetes*. Les choses se passent un peu différemment dans la racine et dans la tige.

Tagetes.

Examinons, par exemple, une coupe transversale de la racine du *Tagetes patula* (pl. VIII, fig. 24). La différenciation est très peu avancée dans le cylindre central; on n'y constate encore aucun faisceau ligneux; les groupes libériens commencent à se distinguer. La zone la plus interne de l'écorce est formée de grandes cellules quadrangulaires, disposées très régulièrement en files radiales et en bandes concentriques; elles ont leurs angles un peu arrondis, de sorte qu'entre elles il existe de petits méats quadrangulaires. La dernière assise de cette écorce est l'endoderme. Entre cet endoderme et les faisceaux libériens existe une assise de péricycle qui est continue tout le tour de la racine, et dont les cellules sont plus grandes que les cellules libériennes et alternent avec celles de l'endoderme.

En face des faisceaux libériens, l'endoderme, au lieu d'être formé d'une assise unique de cellules, s'est dédoublé tangentiellement. Sur la coupe représentée dans la figure 25, on voit que sept cellules endodermiques présentent ce phénomène. Les cellules filles ainsi formées arrondissent leurs angles, et il se forme ainsi de petits méats. D'après leur origine, cinq d'entre eux sont rectangulaires et les deux extrêmes sont triangulaires. Ce sont ces petits espaces clos qui se remplissent de substances secrétées par les cellules avoisinantes.

Dans la racine, par conséquent, les cellules sécrétrices sont très peu différenciées par rapport à leurs voisines; il se constitue en face de chaque faisceau libérien une série de petits méats, et chacune des cellules sécrétrices déverse de l'huile essentielle dans plusieurs de ces méats.

Dans la tige, les choses se passent différemment. La figure se rapporte au *Tagetes erecta* (fig. 25). Comme pour la racine

que nous venons d'étudier, prenons la tige au moment où le bois n'est pas encore différencié, où le liber ne l'est encore que peu. En face du liber, la cellule de l'endoderme s'est dédoublée; la plus interne s'est revêtue de ses plissements caractéristiques, et c'est la plus externe qui donne naissance au canal sécréteur de la manière que nous avons décrite plusieurs fois. Elle se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, laissent entre elles un méat. Le nombre de ces cellules filles augmente, et le canal s'agrandit. De plus, chacune de ces cellules de bordure se divise en deux par une cloison tangentielle.

De sorte qu'à un moment où la différenciation des faisceaux commence à peine, il existe déjà dans la très jeune tige des canaux sécréteurs complètement constitués. L'assise cellulaire la plus externe est appuyée tout contre l'endoderme.

On voit ce qui différencie le canal sécréteur de la tige de celui de la racine. Dans la tige, en face des faisceaux, des cellules spéciales, très différentes des cellules voisines, déversent tous les produits sécrétés dans un canal unique.

Ajoutons tout de suite que dans certains genres les canaux sécréteurs alternent avec les faisceaux de la tige, au lieu de leur être opposés. Disons aussi que dans plusieurs genres les canaux de la tige ressemblent à ceux de la racine.

Dans ce dernier cas, on comprend très facilement comment les canaux de la tige se raccordent à ceux de la racine; les uns sont tout simplement la continuation des autres, et les cellules sécrétrices de l'endoderme tigellaire continuent les files verticales formées par celles de l'endoderme radriculaire.

Mais comment se fait le même raccord dans les plantes qui ressemblent aux *Tagetes*? Comment passe-t-on d'une structure à une autre? M. Vuillemin décrit les choses de la façon suivante :

« Dans les régions franchement caulinaires, ce sont des cellules séparées de l'assise la plus interne de l'écorce par une cloison transversale, ou plus ou moins éloignées d'elle par cloisonnements répétés, qui deviennent oléifères, tandis que les cadres d'épaississements se développent sur l'assise interne.

Les canaux oléifères, dès le début de leur existence comme système distinct, sont individualisés à l'égard de l'endoderme. Dans la zone de contact avec les canaux radicaux, des cloisons obliques et non plus tangentielles se forment dans les cellules de la région endodermique. De cette façon, les initiales du système sécréteur ne sont pas franchement isolées de cette région, où elles coexistent avec les initiales de l'assise à plissements. Ainsi, entre les cellules oléifères radicales, qui sont franchement endodermiques, et les cellules oléifères caulinaires, qui sont franchement extérieures à l'endoderme, il y a des cellules intermédiaires dans lesquelles un cloisonnement tardif isole les initiales de l'appareil à plissement, des initiales de l'appareil sécréteur, mais sans rejeter complètement celles-ci en dehors de l'endoderme (1). »

La feuille du *Tagetes* présente aussi des organes de sécrétion ; mais ce ne sont pas des canaux continus, ce ne sont que des poches sécrétrices. Elles se développent de la même manière que dans les familles pour lesquelles nous avons exposé en détail leur mode de formation.

VI

HYPÉRICACÉES

Les botanistes qui ont étudié les canaux sécréteurs ou les poches sécrétrices des plantes de cette famille se sont placés à deux points de vue différents. Les uns se sont proposés surtout de déterminer les régions anatomiques où l'on rencontre de tels organes, et d'arriver à des conclusions relatives aux affinités de ces plantes. Les autres ont eu pour but principal d'étudier le mode de développement de ces organes.

Parmi les premiers, nous citerons les deux principaux. M. K. Müller (2) trouve des canaux sécréteurs dans le liber

(1) Vuillemin, *Tige des Composées* (1884).

(2) K. Müller, *Vergleichende Untersuchung der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen und Ternstroemiaceen* (Bot. Jahrb. f. systematik., t. II, 1882).

primaire de la tige des Hypéricacées, et de même chez les Clusiacées ; il en conclut à la parenté très rapprochée de ces deux familles. Malheureusement cet auteur a borné ses études à la tige et n'a utilisé que des plantes d'herbier. Or, rien n'est souvent plus difficile dans des plantes sèches que de bien distinguer le liber du péricycle, quand ce dernier reste parenchymateux.

M. Van Tieghem (1) a étudié au contraire des plantes vivantes, et il a étendu son examen aussi bien sur la racine et la feuille que sur la tige. Nous résumons ici les résultats auxquels il est arrivé.

Les Hypericacées présentent des organes sécréteurs dans leurs trois membres : racine, tige et feuille.

La racine en possède dans sa structure primaire : « Dans les intervalles des faisceaux, le péricycle comprend deux assises, et dans l'assise interne se trouve entaillé à droite et à gauche de chaque faisceau libérien un étroit canal oléifère bordé de quatre cellules sécrétrices (2). » Dans une racine âgée, un liège d'origine péricyclique exfolie l'écorce, et il se forme alors de nombreuses poches sécrétrices dans le liber secondaire.

La tige, d'une façon générale, présente des canaux sécréteurs à la fois dans l'écorce, dans le péricycle, dans le liber secondaire, dans la moelle. Cependant il y a quelques variations dans la famille, et, dans quelques genres, certains de ces systèmes de canaux sécréteurs peuvent manquer.

Pour la feuille, les canaux corticaux de la tige passent dans le pétiole et se terminent vers le milieu du limbe ; ils sont situés au-dessous des faisceaux. Les canaux médullaires s'arrêtent dans la tige au-dessous des entre-nœuds et ne passent pas dans les feuilles. Mais, en revanche, la feuille est criblée de nombreuses poches sécrétrices, qui sont disposées surtout du côté de la face supérieure du limbe. Ce sont les lacunes contenant l'huile, qui, apparaissant comme autant de petits

(1) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs* (1885).

(2) *Loc. cit.*

points transparents quand on regarde la feuille, donnent l'apparence d'autant de petits trous, et qui ont valu aux *Hypericum* le nom de *Millepertuis*. Ajoutons que dans plusieurs espèces d'*Hypericum*, l'*Hypericum quadrangulum*, par exemple, ces sortes de punctuations ne sont pas visibles à l'œil nu, le limbe ne paraît pas pointillé. Cela tient à ce que les poches sécrétrices sont extrêmement petites; mais elles n'en existent pas moins.

M. Van Tieghem termine par ces lignes, qui indiquent sur quels points il est en désaccord avec M. K. Müller, et comment il modifie ses conclusions : « Le caractère commun des Hypéricacées est de posséder un système d'étroits canaux oléifères dans le péricycle toutes les fois que celui-ci demeure parenchymateux, c'est-à-dire partout dans la racine, et dans la tige chez les types herbacés; il faut y ajouter l'origine toujours péricyclique du liège. Ces deux caractères distinguent nettement les Hypéricacées des Clusiacées et empêchent de réunir ces deux familles en une seule. D'autre part, le développement des canaux sécréteurs dans le liber, constant chez les Hypéricacées et fréquent chez les Clusiacées; leur existence dans l'écorce et la moelle de la tige, constante chez les Clusiacées et fréquente chez les Hypéricacées, rapprochent beaucoup ces deux familles. »

Quant aux auteurs qui se sont occupés d'étudier le développement des poches sécrétrices, nous avons déjà eu l'occasion de les citer à propos d'autres familles, et nous constatons ici le même manque d'accord que précédemment.

M. Frank (1) pense que les choses se passent pour l'*Hypericum perforatum* comme il l'a décrit pour le *Myrtus communis* et le *Ptelea trifoliata*. M. Martinet (2), au contraire, admet que dans cette plante c'est par destruction de cellules que se constitue la cavité remplie d'huile essentielle.

M. J. Chatin (3) partage cette dernière opinion. « C'est, dit-il,

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

vers le milieu du mésophylle, à peu près à égale distance des deux épidermes, que se montre la première cellule de la glande. Elle ne tarde pas à se diviser, et bientôt on a sous les yeux une glande composée de quatre cellules. La glande ne comprend jamais d'ailleurs un bien grand nombre de cellules, et ces dernières ne tardent pas à se résorber du centre vers la périphérie. On voit ainsi se former de bonne heure le petit réservoir à huile essentielle. »

Enfin, M. de Bary (1) écrit : « Les petites taches reconnaissables à l'œil nu, comme des points transparents dans le limbe de l'*Hypericum perforatum* et des plantes de la même famille, sont des lacunes oléifères de la forme d'une sphère aplatie ; elles occupent presque tout l'espace compris entre les deux épidermes. Elles sont séparées de l'épiderme inférieur par une couche de parenchyme. Leur structure est essentiellement celle des Rutacées. Leur développement, vu l'état des choses, peut difficilement être autre que le mode lysigène exposé par M. Martinet et décrit par M. Frank comme schizogène. »

Cependant M. Frank n'est pas le seul de son opinion. Par exemple, M. Haberlandt (2), qui pour les Rutacées partage l'opinion de M. Martinet, est au contraire de l'avis de M. Frank en ce qui concerne les Myrtacées et les Hypéricacées. M. Kienast (3), auteur d'un travail tout récent, dans lequel il soutient le mode de formation lysigène chez les Rutacées, admet ici la formation schizogène. « De même que pour le *Ruta*, dit-il, l'ébauche des réservoirs d'huile a lieu dans la feuille de très bonne heure, mais non simultanément. Il apparaît une cellule mère qui se divise en cellules filles par un cloisonnement régulièrement radial. Les cloisons se touchent au centre de la cellule mère. Les cellules filles s'écartent au point de contact ; de nouvelles divisions ont lieu dans une direction radiale. Les cellules qui deviendront plus tard les cellules de bordure croissant tangentiellement par rapport au réservoir,

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

augmentent l'espace intercellulaire jusqu'au développement complet du réservoir. Le développement est schizogène. »

Enfin, M. Van Tieghem (1) soutient l'opinion que chez les *Hypericacées*, comme chez les diverses autres familles que nous avons déjà étudiées, c'est par écartement et non par résorption des cellules que se constitue la poche oléifère.

D'aussi grandes discordances entre les divers observateurs rendaient nécessaire une nouvelle étude de la question. Nous nous sommes donc appliquée à suivre le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Nous allons donner un exemple de chacun de ces cas.

Hypericum.

La jeune tige de l'*Hypericum floribundum* présente dans son péricycle des canaux sécréteurs. C'est l'assise cellulaire interne de cette zone qui leur donne naissance. Si nous étudions le développement à un certain niveau, nous voyons qu'une cellule de cette assise, plus grosse que les voisines, se divise en quatre cellules filles (pl. IX, fig. 26). Ces dernières s'écartent, laissant ainsi entre elles un méat intercellulaire. La même chose se passant pour les cellules péricycliques situées au-dessus et au-dessous de celle que nous avons considérée, il se constitue non plus un simple réservoir clos plus ou moins sphérique, mais un long canal.

Dans l'état actuel, presque toutes les cellules du péricycle renferment des grains d'amidon; on n'en constate pas dans les cellules mères du canal.

Les quatre cellules filles formées, très petites d'abord, grandissent et la section du canal augmente (fig. 27). Au moment où le canal est en cet état, l'écorce de la tige existe encore, mais la zone externe du péricycle multiplie ses cellules par des cloisons tangentielles. Il se forme du liège qui, plus tard, exfoliera l'écorce.

A un état plus avancé de développement (fig. 28), au lieu

(1) *Loc. cit.*

de quatre cellules de bordure, nous en avons constaté cinq, et le canal avait encore acquis une plus grande section. Comme précédemment, les cellules du péricycle, à l'exception des cellules sécrétrices, sont riches en amidon, et immédiatement contre l'endoderme, qui se distingue facilement à ses grandes cellules, commence à se former du liège.

Dans l'*Hypericum calycinum*, si nous faisons une coupe transversale du bord d'une jeune feuille, nous trouvons un mésophylle à peu près homogène, formé de cellules presque isodiamétriques. Dans ce mésophylle (pl. IX, fig. 29), on rencontre de grandes poches sécrétrices. Il y a généralement autour de la cavité deux assises de cellules très aplaties, provenant de la division tangentielle de l'assise de bordure.

Dans une feuille plus âgée (fig. 30), il s'est différencié un parenchyme en palissade et un tissu lacuneux; c'est vers le milieu de la feuille, à la limite de ces deux zones, que se trouvent surtout les poches sécrétrices, enfoncées à la fois dans le tissu lacuneux et dans le parenchyme palissadiforme, dans une assise formée de cellules un peu plus hautes que larges et arrivant par leurs cellules de bordure jusqu'à l'assise cellulaire supérieure sous-épidermique qui est constituée par des cellules en palissade extrêmement hautes par rapport à leur largeur.

A l'état adulte, cette poche sécrétrice est très grande; elle occupe presque le tiers de l'épaisseur du limbe. Il n'y a de différenciée pour constituer la bordure qu'une assise unique de cellules. Ces cellules sont longues, très aplaties dans le sens radial. Les portions de membranes qui servent de paroi à la cavité de la poche sont très minces et concaves du côté de la cavité. Le tissu situé au-dessus de la poche est très lacuneux.

VII

CLUSIACÉES

Les organes sécréteurs des Clusiacées sont depuis longtemps connus. Meyen (1) en a parlé, mais il les a décrits comme présentant une paroi propre, une membrane très épaisse. Un auteur qui est resté anonyme (2) en a parlé avec plus d'exactitude en les représentant comme limités par des cellules. Hanstein (3) ne se prononce pas d'une manière très positive sur leur mode de formation; mais il incline à croire qu'il y a destruction de cellules, car il prétend avoir vu sur leurs bords des lambeaux de membranes. M. Trécul (4) les a étudiés avec détails et en a indiqué la répartition dans les diverses régions de la tige et des feuilles. Un autre travail sur ce sujet est dû à M. K. Müller (5). Enfin M. Van Tieghem (6) a repris récemment l'étude de cette question et a complété et parfois rectifié les indications de ses devanciers. On peut résumer de la façon suivante les dispositions assez variées que présentent les canaux sécréteurs dans cette famille.

La racine en présente, suivant les genres, tantôt dans l'écorce sans que le cylindre central en possède, tantôt dans le liber primaire sans que l'on en puisse constater dans l'écorce. Il s'en développe d'autres dans le liber secondaire.

Quant à la tige, elle en présente dans l'écorce et souvent, mais pas toujours, dans la moelle. Ces deux groupes de canaux se continuent dans les feuilles. Le cylindre central peut n'en pas avoir du tout. Ou bien il s'en développe exclusivement dans le liber secondaire, et alors la feuille en est dépourvue,

(1) *Pflanzenphysiologie*, t. II, p. 384. Berlin, 1838.

(2) *Botanische Zeitung* (1845).

(3) *Die Milchsaftegefäße*. Berlin, 1864.

(4) *Des vaisseaux propres chez les Clusiacées* (*Ann. des sc. nat.*, 5^e série, t. V, p. 368, 1866, et t. VI, p. 52).

(5) *Loc. cit.*

(6) *Loc. cit.*

ou bien l'on en rencontre à la fois dans le liber primaire et dans le liber secondaire, et alors ceux du liber primaire se continuent dans les feuilles. Le genre *Mammea* présente cette particularité que les feuilles, au lieu de posséder des canaux sécréteurs continus, n'ont que des poches sécrétrices, non pas arrondies, mais allongées dans le sens perpendiculaire au limbe de la feuille.

Nous ajouterons que chez les Clusiacées le système sécréteur se forme de très bonne heure. Il est nettement différencié dans l'embryon. Les substances de réserve de l'embryon sont accumulées suivant les genres soit dans la tigelle qui est alors très grosse, tuberculeuse, tandis que les cotylédons sont extrêmement petits et même presque nuls, soit dans les cotylédons qui dans ce cas deviennent tuberculeux, tandis que la tigelle est mince. Dans le premier cas, c'est surtout dans la tigelle que sont développés les canaux sécréteurs, l'écorce seule ou bien la moelle et l'écorce en possèdent disposés en cercle; dans le second cas, ce sont les cotylédons qui présentent ces canaux avec un plus grand développement.

Nous avons étudié le mode de formation de ces organes dans plusieurs espèces.

Mammea americana.

Une coupe transversale pratiquée dans une jeune racine de *Mammea americana* nous présente dans le parenchyme cortical des cellules qui tranchent sur leurs voisines par un protoplasma plus abondant et plus réfringent. Ces cellules se divisent en quatre cellules filles qui arrondissant leurs parois au point où elles se touchent, donnent naissance à un petit méat (pl. IX, fig. 31). Plus tard, le nombre de ces cellules augmente par suite de leur croissance et de leur division par des cloisons radiales, leur écartement augmente également, et par suite, aussi, le volume de la lacune (fig. 32). Nous avons décrit ce qui se passe dans un plan; mais en réalité la même chose se passe à tous les niveaux, et de la sorte se trouve constitué le canal sécréteur.

Les choses se passent de la même manière dans la tige. La figure 33 représente la coupe transversale d'un canal adulte né dans la *moelle*. L'espace intercellulaire est grand, et il est bordé par une douzaine de cellules à contenu foncé et qui restent toujours beaucoup plus petites que les autres cellules de la moelle qui les environnent.

Dans la feuille, il ne se constitue pas de canal, mais seulement des poches sécrétrices (fig. 34). Elles se développent lorsque la feuille est encore très petite et que son mésophylle, encore peu différencié, n'est formé, outre les nervures, que d'un ensemble homogène de cellules à peu près isodiamétriques. Ces poches se constituent comme dans les divers cas étudiés déjà. Une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles qui s'écartent formant une lacune dont le volume s'accroît à mesure que les cellules de bordure, se multipliant par des cloisons radiales, s'écartent davantage. Ces poches sont allongées perpendiculairement à la surface du limbe.

Clusia.

Dans le genre *Clusia* les cotylédons sont très petits; la tigelle, au contraire, a un diamètre relativement considérable, et cela est dû au très grand développement de l'écorce. Dans cette écorce, les canaux sécréteurs sont nombreux et déjà, à ce moment, très développés. La figure 35 représente l'état adulte d'un tel canal cortical de la tigelle de *Clusia rosea*. Les cellules de bordure sont petites. Autour d'elles il en existe une seconde assise plus grande, mais cependant se distinguant encore des autres cellules de l'écorce par leur moindre taille.

La tige de *Clusia flava* présente dans son écorce de très larges canaux sécréteurs. La bordure en est formée par un très grand nombre de petites cellules. Le cloisonnement radial des cellules sécrétrices a donc été très intense. Ici encore, la seconde assise cellulaire entourant la plus interne est constituée par des cellules plus grandes que les cellules sécrétrices, mais notablement plus petites que les cellules corticales ordinaires.

Nous ne décrivons pas en détail le mode de formation de ces canaux sécréteurs des *Clusia*. Il n'est autre que celui que nous avons décrit déjà plusieurs fois, et ressemble en particulier à celui des *Mammea*.

VIII

AROÏDÉES

Dans la famille des Aroïdées, un même genre, le *Philodendron*, par exemple, peut présenter à la fois des laticifères et des canaux sécréteurs. Nous ne nous occupons pas dans ce travail de décrire la structure des vaisseaux laticifères.

C'est surtout à M. Trécul (1) et à M. Van Tieghem (2) que nous devons les connaissances actuelles sur les canaux sécréteurs des Aroïdées. Ils sont disposés, très nombreux, et en un ou plusieurs cercles concentriques dans l'écorce. Il en existe aussi parfois dans la moelle.

Nous avons suivi le développement des canaux sécréteurs dans plusieurs genres de la famille. Nous en donnerons deux exemples.

Homalonema rubescens.

La racine de l'*Homalonema rubescens* présente trois cercles de canaux sécréteurs dans son parenchyme cortical. En pratiquant une coupe transversale près de l'extrémité d'une jeune racine, on constate que certaines cellules distinctes des autres par un contenu plus abondant et plus dense, se divisent par deux cloisons en croix, et que ces cellules filles, arrondissant celles de leurs parois qui se touchaient d'abord, provoquent la formation d'un petit méat (pl. IX, fig. 37). Ces quatre cellules sont entourées d'une bordure de cellules corticales plus

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XLI, p. 1163, 1865 et t. XLII, p. 30, 1866.

(2) *Structure des Aroïdées* (*Ann. des sc. nat.*, 5^e série, t. VI, 1866) et *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Id.*, 5^e série, t. XVI, 1872).

grandes qu'elles-mêmes, plus petites que les autres cellules de l'écorce. Les cellules de bordure s'accroissent et augmentent en nombre par suite de la production de quelques cloisons radiales. Dans les coupes présentées par la figure 38, il y a déjà six cellules et la lacune s'est agrandie. Plus tard, le nombre des cellules sécrétrices augmente encore (fig. 39) et le diamètre du canal augmente également. A l'état adulte, ce canal reste toujours bordé par des cellules petites dont la portion de membrane qui sert de paroi au canal est très mince et convexe du côté de la cavité.

Dans sa tige, l'*Homalonema rubescens* présente cette particularité qu'il n'y a pas, à proprement parler, de canal oléo-résineux. Il n'existe que des poches sécrétrices. Elles sont grandes, non sphériques, mais très allongées parallèlement à la tige. On les rencontre dans l'écorce et dans la moelle.

Elles se forment comme les poches sécrétrices des autres familles étudiées jusqu'ici.

Dans les feuilles, au contraire, il existe de nouveau des canaux sécréteurs nombreux. Ils existent dans le pétiole, répandus dans toute l'épaisseur du parenchyme. Les plus externes sont appuyées contre une zone collenchymateuse sous-épidermique.

Leur mode de formation et de développement est le même que dans la racine. La description donnée plus haut s'applique exactement ici.

Raphidophora pinnata.

Dans la tige de cette plante on rencontre des canaux inter-cellulaires qui se remplissent de matières gommeuses et dont nous avons étudié le développement. Dans une jeune tige, les cellules corticales offrent de gros noyaux très visibles. Une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles dans lesquelles se distinguent aussi facilement les noyaux. Bientôt ces quatre cellules limitent un méat quadrangulaire (pl. IX, fig. 40). Les cellules se multiplient par des cloisonnements tangentiels et radiaux, et le méat s'agrandit. Mais à mesure

qu'il augmente de volume, sa section acquiert une forme irrégulière (fig. 40 et 41). De plus, il y a ici quelque chose de particulier. Certaines des cellules de bordure, non seulement présentent une paroi convexe vers l'intérieur de la cavité du canal, mais même proéminent fortement comme des sortes de papilles dans la lacune (fig. 43 et 44). Nous verrons plus loin des exemples où ce caractère deviendra beaucoup plus prononcé et où les cellules de bordure éprouveront une prolifération toute particulière.

TROISIÈME PARTIE

PLANTES QUI POSSÈDENT DES CANAUX SÉCRÉTEURS SEULEMENT.

IX

CANNÉES

Les Cannées présentent dans leur tige souterraine des canaux sécréteurs qui n'existent pas dans la tige aérienne florifère. Ces canaux médullaires se remplissent d'un liquide gommeux sécrété par les cellules qui forment la paroi du canal. Les canaux du rhizome pénètrent un peu dans la tige aérienne, mais ils cessent à très peu de distance du bas de cette tige. Ils ont été signalés par M. de Bary comme étant d'origine lysigène, mais aussi comme méritant sous ce rapport de nouvelles recherches (1).

Voici les résultats que nous a fournis l'étude de plusieurs espèces du genre *Canna*.

Canna.

Si l'on pratique des coupes transversales à la base d'une tige florifère de *Canna sanguinea*, on s'assure de l'existence de massifs de cellules de la moelle beaucoup plus petites que les autres, pourvues d'un noyau et d'un protoplasma abondant (pl. X, fig. 45). Des coupes successives, faites en se rapprochant du rhizome, montrent que certaines de ces cellules s'écartent les unes des autres laissant entre elles un petit espace intercellulaire (fig. 46). Si l'on continue en descendant de plus en plus dans la tige aérienne, le diamètre s'agrandit de façon à constituer de la sorte un canal intercellulaire. Autour du canal il existe, par suite, plusieurs assises concentriques de petites cellules sécrétrices. Les autres cellules de la moelle sont au contraire très grandes.

Dans le rhizome même, le canal est entouré (fig. 47) d'un assez grand nombre de petites cellules qui le bordent, et plus

(1) *Verylechende anatomie*, 1877, p. 211 et p. 216.

extérieurement à cette assise de bordure il en existe au moins une, quelquefois plusieurs autres, dont les dimensions sont aussi très petites si on les compare à celles des cellules non sécrétantes de la moelle. Ces canaux gommeux, arrivés à l'état adulte, à leur complet développement, ont parfois de grandes dimensions, et le nombre des cellules qui contribuent à en constituer la paroi atteint jusqu'à vingt. Il y en a treize pour celui que représente la figure 48.

Les figures 49-51 représentent trois états du canal sécréteur dans le rhizome de *Canna zebrina*. Les cellules qui entourent la cavité sont petites et nombreuses, et les assises cellulaires successives, groupées concentriquement autour du canal, ont une taille qui va en s'accroissant progressivement jusqu'à la taille des grandes cellules de la moelle non sécrétrices.

On rencontre çà et là des cellules de bordure qui sont un peu allongées dans le sens radial et qui proéminent dans la cavité du canal comme des sortes de papilles.

Les cellules sécrétrices qui bordent la lacune restent vivantes longtemps. On y constate un noyau assez gros qui est disposé tout près de la paroi interne de la cellule. Dans les cellules plus extérieures, il existe aussi des noyaux. Au delà de ces cellules, organes de désassimilation, dans les régions de la moelle, il existe des cellules à large diamètre dans lesquelles il se constitue des réserves. En effet, la moelle présente dans beaucoup de ces cellules un ou plusieurs grains d'amidon, quelquefois de taille assez considérable.

C'est donc encore au mode schizogène que se rattachent les canaux sécréteurs des *Canna*.

X

ANACARDIACÉES

Les plantes de cette famille possèdent des canaux sécréteurs dans leur racine, dans leur tige et dans leurs feuilles. Ces canaux sont disposés en cercle dans le liber primaire des faisceaux. Plus tard, lors de la production des formations secon-

daïres, il s'en forme de nouveaux également disposés en un ou plusieurs cercles dans le liber secondaire. On n'en rencontre dans aucune autre région.

L'étude des canaux des Anacardiacées est due surtout à M. Trécul (1) et à M. Van Tieghem (2).

M. J. Chatin (3) a étudié le développement de ces canaux sécréteurs dans le pétiole du *Schinus molle*. Pour lui ils se forment de la même manière que les poches sécrétrices, c'est-à-dire par résorption du tissu. Il s'exprime de la façon suivante : « Au point où se formera un de ces canaux, on voit s'opérer une multiplication cellulaire analogue à celle qui a été signalée dans les glandes foliaires. Les cellules ainsi différenciées augmentent rapidement en nombre et en volume ; de bonne heure, les plus centrales se désagrègent et forment ainsi une cavité intérieure dans laquelle se rassemblent des gouttelettes d'huile essentielle. »

Nous avons également étudié le développement des canaux sécréteurs du *Schinus molle*, et nos conclusions sont loin de concorder avec celles de M. J. Chatin.

Schinus molle.

Si l'on pratique en effet une coupe transversale dans un très jeune pétiole, on constate que les canaux sécréteurs ne sont alors constitués que par de très petits méats. Ces méats ont une forme particulière ; au lieu d'avoir, comme c'est le cas habituel, un diamètre à peu près le même dans tous les sens, ils sont allongés et très étroits (pl. XI, fig. 52). Tout autour il existe plusieurs assises de très petites cellules, mais à ce moment il n'y a encore eu nullement disparition de cellules. Il en est de même plus tard ; aucune cellule n'est résorbée, mais les petites cellules décrites plus haut se multi-

(1) *Des vaisseaux propres dans les Térébinthînées* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. VII, 1867).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Id., 5^e série, t. XV, 1872).

(3) *Loc. cit.*

plient beaucoup et se divisent par des cloisons tangentiellles et radiales ; le nombre des cellules de bordure a augmenté et la lacune a augmenté en même temps (fig. 53) en conservant sa forme. A ce moment du développement, les tissus du pétiole sont très peu différenciés ; le péricycle, qui, plus tard, se sclérifiera en partie, est encore complètement parenchymateux. Les vaisseaux du bois existent à peine. Ainsi, à l'état représenté dans la figure 53, il n'existe encore qu'une seule trachée de formée.

Plus tard (fig. 54), les cellules de bordure se sont encore multipliées et la lacune s'est agrandie. Sa forme est encore allongée, mais cependant beaucoup moins qu'aux phases précédentes ; sa largeur a relativement plus augmenté que sa longueur. Toutes les petites cellules que l'on peut considérer comme formant l'ensemble de l'organe sécréteur et qui tranchent par leur taille sur les cellules libériennes qui les entourent se sont également beaucoup multipliées. En outre, elles ont beaucoup épaissi leurs parois. Sont seules restées minces les parois des cellules de bordure limitant la cavité du canal sécréteur. Il existe donc en quelque sorte autour du canal une gaine très résistante.

A ce moment on peut dire que le canal est à l'état adulte. Il a atteint son développement complet et ne subira plus, de longtemps, des changements importants. Ce qui montre bien que le système sécréteur est un des premiers qui se développe et se différencie, c'est qu'alors le bois est loin d'être complètement formé. Il ne présente encore qu'un petit nombre de vaisseaux différenciés (fig. 54).

XI

SIMARUBÉES

Parmi les genres de cette famille, un certain nombre sont complètement dépourvus de canaux sécréteurs (1) ; tel est par

(1) Voy. Van Tieghem, *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs*.

exemple le genre *Quassia*. Au contraire, les genres *Ailantus*, *Brucea*, *Picræna* et beaucoup d'autres en possèdent.

La racine de ces plantes n'en présente jamais. Dans la tige ils sont situés au bord interne des faisceaux. M. Trécul (1) les a signalés dans les genres *Ailantus* et *Brucea* comme se formant dans la moelle. M. Van Tieghem (2) a fait voir qu'en réalité ils appartiennent au bois du faisceau et se forment dans la partie la plus interne du parenchyme ligneux.

***Brucea ferruginea*.**

Le canal sécréteur prend naissance parce qu'un certain nombre de petites cellules parenchymateuses, situées à la pointe du bois primaire, s'écartent les unes des autres et constituent de la sorte un méat (pl. XI, fig. 55). Ce méat s'agrandit beaucoup ultérieurement par suite des cloisonnements radiaux et tangentiels des cellules qui l'entourent. Il existe alors des cellules disposées assez régulièrement en files radiales et en cercles concentriques. Leurs parois sont épaisses (fig. 56).

Les divisions radiales et tangentiellles continuent et les dimensions du canal sécréteur augmentent. En coupe il se présente avec un contour elliptique, le grand axe de l'ellipse étant le grand axe du faisceau libéro-ligneux tout entier (fig. 57).

Les cloisonnements ne se font pas de la même manière sur toute la périphérie du canal. Aux extrémités du grand axe de l'ellipse, c'est-à-dire du côté du bois et du côté de la moelle, les cloisonnements tangentiels l'emportent sur les cloisonnements radiaux; c'est l'inverse qui se produit dans la direction perpendiculaire, de sorte qu'aux extrémités du grand axe les cavités cellulaires sont assez petites et ont à peu près la même dimension dans tous les sens. Au contraire, dans les régions qui cotoient les rayons médullaires, les assises cellulaires qui se sont formées sont constituées par des cellules

(1) Trécul, *Des vaisseaux propres dans les Térébinthinées* (Ann. des sc. nat., 5^e série, t. VII, 1867). — M. Trécul considérait comme Térébinthinées les genres *Brucea* et *Ailantus*, classés aujourd'hui parmi les Simarubées.

(2) Van Tieghem, *loc. cit.*

dont une des dimensions est beaucoup plus grande que l'autre; elles sont aplaties dans le sens radial, allongées dans le sens tangentiel (fig. 58 et 59).

Toutes ces cellules lignifient de bonne heure leurs parois, de sorte que ceux des faisceaux ligneux qui présentent des canaux s'avancent vers le centre du pétiole beaucoup plus que les faisceaux dépourvus de canaux.

Les canaux sécréteurs du *Brucea ferruginea* présentent quelques particularités remarquables. Parmi les cellules de bordure il en est un certain nombre qui ont toutes leurs parois épaisses, même celle qui sert à limiter le canal. Mais alors cette membrane possède, çà et là, des parties plus minces que le reste; elle présente des ponctuations assez irrégulièrement réparties sur sa surface. Dans les autres assises cellulaires, plus extérieures relativement au canal, il existe aussi de semblables cellules ponctuées. Des cellules de la moelle acquièrent également cette constitution (fig. 56 à 59).

Nous avons déjà rencontré quelques exemples de cellules de bordure s'allongeant radialement de façon à faire saillie à l'intérieur du canal, comme une sorte de poil interne.

Une pareille disposition est portée à son maximum chez le *Brucea ferruginea*. On voit d'abord un petit nombre de cellules de bordure s'avancer en papilles dans la cavité du canal; la base de cette papille est formée par la partie de la cellule située au même niveau que les cellules voisines; mais le sommet de la papille s'élargit beaucoup, de façon à faire saillie sur les cellules voisines, et occupe une assez grande partie de la cavité du canal (fig. 56 et 57). Quand ce canal reste étroit, il suffit souvent de deux ou trois de ces cellules qui arrivent à se rencontrer pour le boucher presque complètement. Mais en général les choses sont un peu plus compliquées. Le canal acquiert de grandes dimensions (fig. 58); alors il y a plusieurs de ces papilles. Elles prennent un grand accroissement, se divisent, et, de la sorte, il se constitue un véritable tissu qui remplit le canal en ne laissant subsister entre les cellules que de très petits méats (fig. 59).

M. Trécul (1) a émis l'opinion que ces cellules se formaient aux dépens du suc oléorésineux déversé dans le canal. On sait qu'il ne peut en être ainsi, que jamais des cellules ne naissent de cette façon librement au milieu d'un liquide. Nous en avons suivi le développement, et ce tissu, qui finit par remplir le canal, a toujours pour origine l'accroissement et la multiplication des cellules de bordure.

Parmi les cellules ainsi formées, on en trouve certaines qui présentent des ponctuations analogues à celles que nous avons signalées plus haut. Les autres ne présentent aucune particularité curieuse. Elles ont des formes irrégulières, des membranes minces au début, mais bientôt épaisses et lignifiées et les méats qu'elles laissent entre elles sont les derniers vestiges de la cavité du canal sécréteur primitif.

Les rameaux jeunes de *Brucea ferruginea* ne possèdent pas ces productions telles que nous venons de les décrire en dernier lieu. On n'y rencontre encore que quelques cellules papilliformes. Ce n'est guère que pendant la seconde année que ces cellules prolifèrent; mais dans un rameau de trois à quatre ans on trouve, le plus souvent, presque tous les canaux sécréteurs remplis du tissu dont nous avons esquissé le développement. Toutes les cellules, aussi bien celles qui constituent les assises concentriques autour du canal que celles qui sont à l'intérieur, ont leurs parois lignifiées, la cavité du canal existe à peine, et le suc oléorésineux, après avoir graduellement diminué, a fini par disparaître complètement.

Ailantus glandulosa.

Nous ne décrivons pas avec détails le développement des canaux sécréteurs de l'*Ailantus glandulosa*. Nous dirons simplement que les choses s'y passent comme dans le *Brucea ferruginea* (fig. 60 et 61). Ici encore, il y a autour du canal un certain nombre d'assises de cellules disposées en bandes concentriques et en files radiales.

(1) *Nécessité de la réunion des canaux sécréteurs aux vaisseaux du latex* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, séance du 12 avril 1887).

Ici encore, dans de jeunes rameaux on voit des cellules de bordure proéminer en forme de papilles, et ici encore, dans des rameaux âgés, ces cellules prennent un grand accroissement, se multiplient et finissent par obstruer presque complètement la cavité du canal sécréteur.

On sait qu'un auteur qui a voulu rester inconnu (1) a fait connaître des productions cellulaires présentant certaines ressemblances avec celles que nous venons de décrire. Il s'agit des formations auxquelles on a donné le nom de *thylles*. Des cellules parenchymateuses, limitant des vaisseaux du bois, peuvent, dans certains cas, se mettre à croître avec intensité de telle sorte que lorsqu'elles se trouvent contre une ponctuation d'un vaisseau, elles peuvent faire céder la paroi en cet endroit et pénétrer alors dans la cavité du vaisseau même. Là elles s'accroissent davantage encore, se multiplient et arrivent enfin à oblitérer la cavité.

S'il y a des ressemblances entre les thylles et les formations dont nous nous sommes occupés, on voit donc qu'il y a aussi quelques différences. Pour remplir les canaux sécréteurs, les cellules de bordure n'ont aucune paroi à traverser, aucun obstacle à vaincre; il n'en est pas de même pour les thylles. On peut cependant appliquer ce même nom aux cellules qui remplissent les canaux sécréteurs des Simarubées, pourvu que l'on se garde bien de croire que l'identité de nom recouvre l'identité complète de développement. Il y a donc des *thylles de vaisseaux* (ex. : *Cucurbita*, *Urtica*, *Vitis*, *Quercus*, *Canna*), et des *thylles de canaux sécréteurs* (ex. : *Brucea*, *Ailantus*).

Ajoutons que M. Van Tieghem (2) a signalé des thylles de canaux sécréteurs dans la racine d'une Glusiacée, le *Mammea americana*, et dans les rameaux des *Dipterocarpus*. Cette dernière plante présente une particularité que M. Van Tieghem décrit de la façon suivante : « On sait, dit-il, que la tige des

(1) *Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefässe* (Botanische Zeitung, 1845).

(2) *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXIV, 1887, p. 186, séance du 13 mai 1887.

Diptérocarpes forme des canaux sécréteurs d'abord à la pointe du bois primaire contre la moelle, plus tard dans toute l'épaisseur du bois secondaire, où ils sont entremêlés aux larges vaisseaux. Par les progrès de l'âge, les canaux du bois primaire s'obstruent les premiers, plus ou moins complètement, par la production de thylls, comme ceux du *Brucea*; puis ceux du bois secondaire se comportent de la même manière, de dedans en dehors; et comme, en même temps, les vaisseaux de même âge auxquels ils sont entremêlés acquièrent des thylls, on observe ici, côte à côte dans le champ du microscope, des thylls de canaux sécréteurs et des thylls de vaisseaux dont la similitude est complète. La principale différence est que les cellules pariétales des vaisseaux, ayant à traverser d'abord les ponctuations de la membrane, produisent des thylls à base étroite et comme pédiculés, tandis que les cellules pariétales des canaux sécréteurs peuvent se développer librement et forment des thylls à base presque aussi larges qu'elles-mêmes. »

Nous avons constaté les mêmes faits. Les figures 62 et 63 représentent des débuts de thyll dans un grand vaisseau de bois secondaire, la figure 64, dans un canal sécréteur du bois primaire, et la figure 65, dans un canal sécréteur de bois secondaire.

XII

PITTOSPORÉES

Les canaux sécréteurs des Pittosporées ont été étudiés principalement par M. Van Tieghem. Son premier mémoire renferme déjà des données sur ce point. Dans le second il a précisé et complété les résultats énoncés dans le précédent.

La racine des Pittosporées présente des canaux sécréteurs dans son péricycle. Ils sont très faciles à observer en face des faisceaux ligneux; l'huile essentielle qu'ils renferment est jaune verdâtre. Il en existe aussi au dos du faisceau libérien, mais ces derniers sont plus difficiles à voir; ils sont plus petits, l'huile ne s'y concentre que beaucoup plus tard, et

comme elle est incolore on peut être exposé à confondre ce canal avec une cellule.

Dans la tige, les canaux sécréteurs existent aussi dans le péricycle, en face des faisceaux libéro-ligneux. Ces canaux se continuent dans la feuille. Ajoutons que le liber secondaire en présente parfois disposés en cercles concentriques.

Nous avons étudié le développement des canaux sécréteurs dans le *Pittosporum Tobira*.

Pittosporum Tobira.

Par exemple, en face d'un faisceau ligneux de la racine (fig. 68), quatre cellules du péricycle en s'écartant constituent un petit méat; comme cela se passe dans cette zone à tous les niveaux, il en résulte un canal sécréteur. Généralement une ou plusieurs des cellules de bordure se divisent par une cloison tangentielle. La figure 68 de la planche XII représente un canal limité par cinq cellules; mais dans la racine, le nombre des cellules de bordure reste toujours assez faible. Le développement du canal repousse un peu les cellules de l'endoderme qui en face de ces canaux font saillie vers l'extérieur.

Dans la tige (fig. 66 et 67) les cellules sécrétrices sont beaucoup plus individualisées que dans la racine. Les cloisons radiales qui s'y produisent sont aussi plus nombreuses, et par suite le canal est bordé par un plus grand nombre de cellules plus petites. Très souvent au dos des faisceaux libéro-ligneux il y a trois de ces canaux sécréteurs, un médian plus large et deux latéraux plus petits. Un de ces derniers peut manquer et même tous deux.

Quand il en existe plusieurs, ils sont très rapprochés l'un de l'autre et il arrive par exemple (fig. 66) que les cellules sécrétrices qui bordent l'un sont les voisines immédiates des cellules sécrétrices de l'autre. Quelquefois même les deux cavités finissent par communiquer ensemble et n'en plus former qu'une seule (fig. 67). Le canal présente alors une forme des plus irrégulières. Dans le cas général, le canal est d'abord petit et quadrangulaire. A mesure qu'il s'agrandit, il change

progressivement de forme, et le plus souvent, à l'état adulte, il se présente, en coupe transversale, comme une ellipse dont le plus grand des axes est parallèle à l'endoderme.

Nous avons déjà eu l'occasion, plusieurs fois, dans le courant de ce travail, de parler des résultats que la connaissance précise de la localisation des canaux sécréteurs fournissait parfois pour déterminer les affinités de certaines familles de plantes. La famille des Pittosporées offre un bel exemple de considérations de ce genre.

Les divers botanistes ne sont pas d'accord sur la place à donner aux Pittosporées dans la classification naturelle. M. Van Tieghem (1) arrive à cette conclusion qu'elles doivent être placées à côté des Ombellifères et des Araliacées. Les canaux sécréteurs de ces deux dernières familles présentent en effet identiquement la même position que ceux des Pittosporées. En outre, dans ces trois familles, les radicelles naissent, non en face des faisceaux du bois de la racine, ni en face des faisceaux du liber, mais dans l'intervalle de ces deux sortes de faisceaux; de sorte que le nombre des faisceaux du bois étant égal à quatre, par exemple, il se forme huit rangées de radicelles. Ces deux caractères, empruntés à la structure de la racine, rapprochent évidemment les Pittosporées des Ombellifères et des Araliacées.

Assurément il existe des différences entre ces familles. On sait que le caractère, pour l'ovaire, d'être supère ou infère, est très important et généralement constant, soit dans une même famille, soit dans un groupe de familles qu'une série d'autres caractères communs rapprochent les unes des autres. Or les Pittosporées ont l'ovaire supère, tandis que les deux autres familles l'ont infère.

C'est certainement là une différence importante. Mais est-elle suffisante pour faire rejeter le rapprochement proposé par M. Van Tieghem? Nous répondrons avec lui : « On sait que ce caractère n'exprime pas toujours les véritables affinités, et l'on renonce à l'appliquer toutes les fois qu'il est en opposition

(1) Voy. *Premier et Deuxième Mémoire*.

évidente avec d'autres. Ainsi les Lythracées, qui ont l'ovaire supère, sont classées dans l'ordre des Dialypétales inférovariées, tout à côté des Enothéracées, qui ont l'ovaire infère. »

D'ailleurs, ce n'est pas seulement dans un groupe de familles que ce caractère peut cesser d'être constant. Il existe parfois à cet égard des différences, même entre les genres qui appartiennent sans conteste à une seule et même famille, et même dans certains cas, on peut constater qu'entre les cas extrêmes où l'ovaire est nettement infère ou nettement supère il existe des genres de transition. Exemple : les Primulacées sont des plantes à ovaire supère ; néanmoins le *Samolus* fait partie de cette famille quoiqu'il ait l'ovaire infère. Exemple : dans la famille des Broméliacées, le *Tillandsia* possède un ovaire supère, le *Bromelia* un ovaire infère, le *Pitcairnia* un ovaire demi-supère, demi-infère, etc.

M. Van Tieghem a d'ailleurs signalé un autre fait qui vient à l'appui de son opinion et fait disparaître la différence que l'on peut être tenté de croire considérable, différence provenant de ce que les Ombellifères ont l'ovaire infère et les Pittosporées l'ovaire supère.

Le genre *Ancistrocladus*, plante à ovaire infère, a été classé généralement dans les Diptérocarpées ou dans le voisinage de cette famille, mais pour divers auteurs, MM. Planchon et A. de Candolle, avec beaucoup de doute. L'étude anatomique montre que rien ne le rapproche des Diptérocarpées et qu'au contraire il présente de grandes ressemblances avec les Pittosporées. Ce genre possède en effet des canaux sécréteurs localisés dans le pérycyle de la tige et des feuilles, ce qui le rapproche soit des Hypéricacées, soit des Pittosporées, des Ombellifères ou des Araliacées. En comparant en détail la structure de la tige de cette plante avec celles de ces dernières familles auxquelles on pourrait la rattacher, M. Van Tieghem trouve que l'*Ancistrocladus* n'est pas une Hypéricacée, mais qu'il ressemble extrêmement à une Pittosporée. Comme les caractères des canaux sécréteurs sont les mêmes dans les Pittosporées et les Araliacées, M. Van Tieghem conclut : « Les

Ancistrocladus sont un genre de transition entre les Pittosporées et les Araliacées et ainsi se trouve du même coup resserrée l'union de ces deux familles. »

Cette étude fait bien voir quels services peuvent rendre, au point de vue de la classification, les connaissances anatomiques, pourvu, bien entendu, qu'ici comme dans les études d'organographie florale, on ne se serve pas d'un caractère unique, que l'on en utilise le plus possible et que l'on sache en préciser la valeur.

XIII

BUTOMÉES

Hydrocleis Humboldtii.

L'*Hydrocleis Humboldtii* ne présente dans sa racine aucun canal sécréteur. Il en existe au contraire dans la tige. Cette tige en possède dans son parenchyme cortical. Les canaux se trouvent groupés assez régulièrement, par rapport aux faisceaux extérieurs; ils sont situés un peu en dehors et de chaque côté de ces faisceaux. Le pétiole présente également de semblables canaux situés dans le parenchyme, mais sur les côtés du faisceau médian et unique.

Ces canaux se développent comme ceux que nous avons décrits dans les familles précédentes. Une cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, forment un méat. Dans la figure 69 de la planche XII, on voit que chaque cellule fille possède un noyau qui est situé tout près de la paroi cellulaire qui borde le canal.

Plus tard des cloisons radiales augmentent le nombre des cellules sécrétrices et la section du canal s'accroît aussi. La figure 70 montre le canal bordé par cinq cellules qui ont encore leur noyau. Dans la figure 71 le nombre des cellules s'est élevé à sept, et, autour de ce cercle de cellules, on trouve d'autres cellules du parenchyme dont celles touchant directement les cellules de bordure sont encore assez petites, mais dont les autres plus éloignées présentent une très grande section.

QUATRIÈME PARTIE

ROLE DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES VAISSEAUX LATICIFÈRES

Nous avons jusqu'ici attribué les dénominations de *canaux sécréteurs*, de *poches sécrétrices*, aux organes dont nous avons étudié la structure et le mode de développement, c'est-à-dire que nous nous sommes servis de mots ayant trait à une fonction physiologique pour désigner des organes dont nous n'avons encore fait connaître que la morphologie. Il ne nous semble pas inutile de justifier les noms que nous avons employés et en même temps d'étudier le rôle d'autres organes qui ont une origine, une nature toutes différentes, mais que l'on a parfois rapprochés des canaux sécréteurs; nous voulons parler des *vaisseaux laticifères*.

Les substances qui se déposent dans les canaux sécréteurs ou les poches sécrétrices sont généralement des huiles essentielles ou des résines, des substances contenant peu d'oxygène ou même pas du tout. Ainsi par exemple parmi les substances qu'on rencontre dans les familles que nous avons étudiées, nous pouvons citer : chez les *Citrus*, les Myrtacées, des carbures d'hydrogène de la formule $C^{20}H^{16}$, chez les Rutacées l'*essence de Rue* qui a pour formule $C^{20}H^{20}O^{12}$, etc. D'autres substances sont, au contraire, riches en oxygène : telles sont les gommés qui le plus souvent restent dans les cellules, dissoutes dans le suc cellulaire, mais parfois s'isolent dans des espaces intercellulaires, par exemple dans les canaux gommeux de la tige et des feuilles des Cycadées.

Quoi qu'il en soit de la nature chimique des diverses matières accumulées dans les organes que nous avons appelés *sécréteurs*, leur caractère physiologique commun est qu'une fois ainsi rassemblées dans ces cavités closes de toutes parts, elles y demeurent et jamais ne sont réabsorbées pour servir

de nouveau à la plante. Elles sont désormais inutiles à l'être vivant, et par suite ne peuvent être des substances de réserve. Elles ne sont pas rejetées au dehors comme le sont d'autres produits, très analogues d'ailleurs, qui se forment par exemple dans les poils glanduleux d'une foule de plantes et qui sont éliminés soit par transsudation, soit par déchirure des cellules qui les contiennent ; mais ce sont néanmoins des produits qui ont la même signification physiologique, ce sont des substances sécrétées par la plante, et les organes qui les renferment méritent bien le nom sous lequel ils sont connus.

M. Trécul, dans une note publiée à l'Académie des sciences (1), reproduisant une idée émise autrefois par lui, expose les raisons pour lesquelles on devrait selon lui réunir sous un même nom, sous la dénomination de *laticifères*, et les *vaisseaux du latex*, les *laticifères proprement dits*, formés, comme l'on sait de cellules isolées ou diversement groupées, fusionnées, etc., et les *canaux sécréteurs*, qui sont constitués par des espaces intercellulaires. Les raisons qu'il donne sont les suivantes :

1° La distribution des canaux sécréteurs est analogue à celle des laticifères pourvus d'une membrane ; 2° les tubes ou canaux des deux sortes sont également sécréteurs ; 3° le contenu des canaux sans membrane a les propriétés physiques du latex ; 4° les propriétés physiologiques du suc sont semblables aussi dans les deux catégories d'organes.

Ces propriétés physiologiques communes, d'après M. Trécul, du latex ou des suc contenus dans les canaux sécréteurs, seraient d'être des substances de réserve. Dès 1857 (2), M. Trécul soutenait cette théorie. Il pensait à ce moment que les laticifères communiquaient avec les vaisseaux et y conduisaient leur contenu. Il disait en parlant des Euphorbiacées, dont le latex est, comme on le sait, si riche en amidon : « Je crois donc que l'amidon est sécrété dans les laticifères, et

(1) *Nécessité de la réunion des canaux sécréteurs aux vaisseaux du latex* (Comptes rendus de l'Acad. des sc., séance du 12 avril 1887).

(2) *Loc. cit.*

porté ensuite dans les vaisseaux par les laticifères qui sont au contact de ces derniers, et qui sont eux-mêmes en communication avec leurs congénères les plus éloignés. »

Au point de vue physiologique, M. Van Tieghem rapproche, lui aussi, les laticifères des canaux sécréteurs ; mais pour lui le contenu de ces organes, loin de jouer le rôle de substance de réserve, est au contraire constitué par des produits de sécrétion. Ces deux sortes d'appareils peuvent exister isolément ou coexister dans un même organe, et M. Van Tieghem appuie son opinion sur « la compensation qui s'établit souvent entre l'appareil laticifère et le système des canaux sécréteurs : c'est ainsi que les Chicoracées présentent seulement un rudiment d'appareil oléifère, alors que le latex s'y montre abondant ; c'est le contraire chez les Tubuliflores (1) ».

Les faits anatomiques signalés par M. Trécul relativement aux communications entre les laticifères et les vaisseaux ont été reconnus plus tard inexacts. D'après Dippel (2), ces deux systèmes n'ont aucun rapport entre eux, et d'après Hanstein (3), ces communications n'existent que dans le cas, tout à fait spécial et particulier, des laticifères des Papayacées.

Quant au rôle du latex, il est loin d'être connu, et les botanistes sont sur ce point d'avis très différents.

M. Faivre (4) a fait diverses expériences sur le *Tragopogon porrifolius* : sa conclusion est que les diverses causes qui provoquent la formation de réserves provoquent le développement du latex, et que le latex tend à disparaître dans les conditions favorables à la disparition des réserves.

« La composition fondamentale du latex est, par l'abondance de ses matières grasses et azotées, celle d'une substance utile à l'organisme.

« Le latex apparaît dans les plantules dès le début de leur évolution ; il se constitue comme d'autres réserves, en dehors

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

(4) *Mémoires de l'Académie des sciences, belles-lettres et arts de Lyon*, 1879.

de l'action de la lumière et de la présence de la chlorophylle.

« Si l'on provoque, par l'absence de la lumière, l'étiollement des plantules, elles perdent leur latex, comme des plantes à réserve dans des conditions semblables.

« L'action des rayons jaunes favorise la production du latex, comme elle favorise dans les grains de chlorophylle la formation de l'amidon ou de la graisse.

« A l'air confiné et à une température élevée, les effets de l'étiollement chlorophyllien se manifestent et par la diminution du latex, et par la diminution de la réserve plasmique.

« A l'air libre et à une température peu élevée, il se produit une augmentation du protoplasme, comme il se produit dans les mêmes conditions une augmentation dans la réserve amylacée.

« L'action des sols, soit qu'ils activent avec excès, soit qu'ils retardent l'évolution des plantules, amène, comme à l'égard d'une réserve, soit la diminution, soit l'augmentation du latex. »

La conclusion de M. Faivre est que le latex est principalement formé de substances de réserve.

M. Schullerus (1) explique les choses un peu différemment. Dans l'*Euphorbia Lathyris*, il a suivi les variations du latex aux divers âges de la plante. Lorsque l'embryon est à une époque de développement rapide, le latex est riche en graisse, tanin, amidon, substances albuminoïdes, tandis que quand l'embryon passe à l'état de repos, au moment de la maturité de la graine, ces mêmes substances sont devenues rares dans un latex presque transparent. La germination se produit-elle, de nouveau l'amidon et des matières albuminoïdes reparais-sent abondants. Quand arrive l'hiver, les tiges s'appauvrissent en amidon. Il semble donc à l'auteur que les laticifères jouent un grand rôle dans le transport des substances utiles à l'organisme. La richesse du latex en substances plastiques varie avec l'intensité de la conduction.

(1) *Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris* (Abhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, t. XXIV, 1882).

L'auteur admet d'ailleurs que les laticifères contiennent aussi des substances de réserve; mais, pour lui, ces réserves sont exclusivement albuminoïdes; il n'existe pas de graisse ou d'amidon dans les organes qui passent l'hiver.

Comme M. Faivre, c'est à l'expérience que M. Treub (1) a eu recours pour augmenter nos connaissances relatives au rôle du latex. Il a cherché ce que devenait l'amidon des laticifères d'Euphorbe dans des circonstances où les réserves se détruisent, lorsqu'on étiole les végétaux soumis à l'expérience. Il a opéré surtout sur l'*Euphorbia trigona*.

Dans un cotylédon complètement étiole, l'amidon avait presque complètement disparu; il n'en restait que quelques traces dans les cellules stomatiques. En faisant s'étioler seulement la moitié supérieure d'un cotylédon, M. Treub a vu que l'amidon disparaissait complètement du parenchyme de cette région, mais qu'il en restait un peu dans les laticifères, et cela surtout en s'approchant de la partie non étiolée. Si au contraire c'est la partie inférieure du cotylédon que l'on étiole, l'amidon disparaît encore du parenchyme, mais subsiste abondant dans les laticifères. Si, en les recouvrant de petites lames d'étain, on étiole des bandes transversales de l'axe épicotylé, dans ces régions le parenchyme perd tout son amidon, tandis que les laticifères en conservent.

Si, d'une manière analogue, on met à l'obscurité l'axe hypocotylé tout entier, qui est la partie de la plante la plus riche en amidon, cette substance disparaît complètement, même des laticifères. Au contraire, les racines enterrées sont à l'obscurité et leurs laticifères ne contiennent pas d'amidon; vient-on à les déterrer, à les mettre à l'air et à la lumière, immédiatement de l'amidon se forme dans les laticifères. Si l'on prive de lumière des segments de feuilles d'*Euphorbia neriifolia*, les laticifères des régions étioquées renferment beaucoup moins d'amidon que ceux des autres parties des feuilles.

De tous ces faits concordants, M. Treub tire la conclusion

(1) Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes (Ann. du Jard. bot. de Buttenzorg, vol. III, 1^{re} partie, p. 37).

suivante : « L'ensemble des faits observés s'explique le mieux, si l'on admet que les laticifères des Euphorbes aident à la translocation des matières amylacées, et que la fécule qu'ils renferment est de l'amidon dit transitoire. »

Enfin, M. Haberlandt (1) insiste aussi sur le rôle conducteur des vaisseaux laticifères, et il en donne une raison que nous pouvons appeler, si l'on nous permet d'employer cette expression, *raison anatomique*. Il s'appuie sur les relations de position entre le système laticifère et divers autres tissus voisins. Les laticifères accompagnent d'une façon très générale tout l'appareil conducteur de la plante, et quand ils se terminent avec lui dans le parenchyme des feuilles, les extrémités des laticifères présentent des ramifications nombreuses qui vont rejoindre autant de cellules chlorophylliennes, comme pour recueillir plus facilement les produits que ces dernières ont élaborés.

Une autre raison anatomique que M. Haberlandt signale, c'est le rapport inverse qui existe généralement entre l'appareil conducteur formé par les vaisseaux et le système laticifère, ce dernier se trouvant particulièrement développé quand le premier l'est peu, et le suppléant en quelque sorte.

Nous avons nous-même essayé de jeter un peu de lumière sur la question dont il s'agit en faisant quelques expériences, et nous devons dire qu'elles ne nous ont pas conduite aux mêmes conclusions que M. Faivre. Nous avons pris comme objet de notre étude la *Scorzonera hispanica*.

Le latex apparaît il est vrai dans les plantules à une époque assez précoce de leur évolution, mais cependant pas « dès le début », car on n'en trouve pas dans l'embryon. Alors que toutes ses cellules sont remplies de substance de réserve, on n'y trouve pas trace de latex.

Si l'on fait germer des graines sur du sable, la température ambiante étant de 15 degrés, le latex apparaît seulement deux ou trois jours après la germination, lorsque la radicule fait

(1) *Physiologische Pflanzenanatomie*.

saillie au dehors de l'achaine. Il nous semble difficile de considérer comme réserve une substance qui n'existe pas dans la graine, uniquement pour cette raison qu'elle apparaît vers le début de l'évolution de la plantule.

Les cotylédons de la Scorzonère sont plus faciles à étudier au point de vue du latex que la tigelle ou la radicule. On sait que dans les cotylédons de cette plante chaque faisceau libéro-ligneux est entouré d'un endoderme spécial, et que les laticifères sont situés dans le péricycle. Ils sont disposés en forme d'arc d'une rangée de cellules en dehors du liber, au dos des faisceaux libéro-ligneux. A mesure que les plantules se développent, on voit les matières de réserve diminuer ; au contraire, le latex suit une marche inverse : il augmente, et au dos de petits faisceaux nouvellement formés par le cloisonnement longitudinal de certaines cellules du parenchyme foliaire, on voit se former de nouveaux laticifères remplis d'un contenu abondant.

Si des plantules normalement développées à la lumière sont ensuite placées dans une chambre noire, elles ne tardent pas à s'étioler ; mais le latex ne disparaît pas pour cela. En étudiant des coupes de cotylédons qui sont devenus presque blancs et dont la partie supérieure commence même à se dessécher, on constate que les laticifères sont complètement remplis de latex. Et cependant ces plantes poussaient sur du sable, étaient arrosées avec de l'eau distillée et, mises à l'obscurité, ne pouvaient décomposer l'acide carbonique de l'air ; elles se trouvaient donc dans les conditions dans lesquelles habituellement les plantes continuent à vivre en consommant peu à peu leurs réserves. Le latex n'a pas diminué ; son rôle de réserve est donc des plus problématiques.

Faisons maintenant germer des graines à l'obscurité. Les plantules qui en proviennent présentent du latex comme les plantules qui se sont développées à la lumière. Et si, au bout d'un mois de germination, on pratique des coupes dans les cotylédons, on y trouve toujours du latex. C'est seulement lorsque ces plantules commencent à se dessécher que la dis-

parition du suc laiteux commence à se manifester ; mais la même chose a lieu quand ce sont des plantules nées et développées en pleine lumière que l'on fait se dessécher progressivement. Tout ce que l'on peut conclure de ce dernier fait, c'est que le latex disparaît dans une plantule qui meurt comme le suc cellulaire disparaît d'une cellule qui cesse de vivre.

Quand, dans la pratique du jardinage, on lie des Chicorées pour en faire étioLER le cœur, les feuilles blanches du centre n'en possèdent pas moins un latex abondant.

L'étiollement ne produit donc pas la diminution du latex, et dans les cas dont nous venons de parler où la plante consomme ses réserves, elle forme des quantités de latex sans cesse croissantes ; il est bien difficile, par conséquent, de considérer ce latex comme une substance de réserve.

« L'action des rayons jaunes, dit M. Faivre, favorise la production du latex comme elle favorise dans les graines de chlorophylle la formation de l'amidon ou de la graisse. A l'air confiné et à une température élevée, les effets de l'étiollement chlorophyllien se manifestent, et par la diminution du latex, et par la diminution de la réserve plasmatique. » Peut-on en conclure légitimement que le latex est une matière de réserve ? Cette conclusion nous semble bien hasardeuse, surtout si l'on tient compte des faits que nous avons signalés plus haut.

« Une autre raison que M. Faivre apporte à l'appui de sa thèse, c'est la composition du latex, sa richesse en matières grasses et azotées. » L'argument ne nous paraît pas probant, car il existe une foule de substances qui sont, soit utilisées par la plante, soit éliminées suivant les conditions de végétation ou suivant les organes où ils se forment.

L'amidon, qui est si fréquemment une substance de réserve, est éliminé quand un anthérozoïde l'entraîne et l'abandonne, quand il se trouve dans les cellules stomatiques d'une feuille qui se détache et tombe à l'automne. Le sucre qu'emmagasine une Betterave pendant la première année de sa végétation est une réserve, puisqu'il servira à la plante pour grandir et fleurir

la seconde année ; le sucre d'une cerise, d'une poire, d'un grand nombre de fruits charnus est une matière éliminée. Dans la graine du Colza, l'huile est une substance de réserve ; dans le fruit de l'Olivier, c'est une substance de sécrétion. L'aleurone des graines est une réserve ; on en rencontre parfois dans le péricarpe des fruits secs, c'est une sécrétion.

La composition chimique d'une substance n'est, en aucune façon, l'indice certain de son rôle physiologique. Pour savoir si tel corps organique donné est une réserve ou une sécrétion, il est indispensable de voir quel sera son sort ultérieur. Est-il transformé par la plante, rendu assimilable, sert-il à son développement ? C'était une réserve. Reste-t-il au contraire dans le végétal sans aucune utilisation, ou bien est-il rejeté en dehors ? C'était un produit de sécrétion.

D'ailleurs, un même organe, défini morphologiquement, a-t-il toujours le même rôle physiologique ? L'écorce d'une tige ne peut-elle pas servir de façons très différentes à la plante suivant qu'elle reste parenchymateuse, riche en amidon et en chlorophylle, ou qu'elle sclérifie considérablement ses cellules ? Le tubercule de la Pomme de terre, la vrille de la Vigne, le stolon du Fraisier, le rhizome du Sceau de Salomon sont un seul et même organe ; et cependant quelles différences dans leurs rôles ! Ne peut-il donc pas arriver que les produits accumulés dans les canaux sécréteurs ou les laticifères aient des rôles divers ?

Les expériences que nous avons faites nous semblent démontrer que dans les conditions où nous nous sommes placée, le latex était un produit de sécrétion et non une réserve. En est-il toujours de même ? Nos connaissances à ce sujet ne nous permettent pas de nous prononcer dans tous les cas possibles. Nous sommes convaincue que des recherches plus étendues amèneront, dans bien des conditions diverses, à des conclusions identiques aux nôtres ; mais nous ne pouvons affirmer qu'on ne puisse parfois trouver dans les laticifères des substances mises en réserve, et utilisées ultérieurement pour la croissance de la plante.

CONCLUSIONS

Nous avons étudié dans treize familles de plantes les tissus sécréteurs caractérisés par ce fait que les substances sécrétées s'accumulent dans des espaces intercellulaires. Ces cavités se présentent sous deux formes : ou bien elles sont très allongées, parcourant parfois le corps tout entier de la plante, racine, tige et feuille, ou localisées seulement dans un ou deux de ces organes, mais toujours offrant ce caractère de présenter une section transversale de très petit diamètre relativement à la longueur de l'organe : on donne alors à ces cavités le nom de *canaux sécréteurs* ; ou bien elles gardent des dimensions assez faibles, sont alors généralement arrondies ou ellipsoïdales, rarement de forme irrégulière ; et, dans ce cas, elles existent le plus souvent en grand nombre dans la partie de la plante qui en possède. Elles sont alors nommées *poches sécrétrices*.

I. — ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES CANAUX SÉCRÉTEURS
ET DES POCHES SÉCRÉTRICES.

Quelle que soit la forme de ces organes sécréteurs, leur origine et leur mode de développement sont identiques. S'il s'agit d'une poche sécrétrice, une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles ; ces quatre cellules, en s'écartant, forment entre elles un méat. Les cellules de paroi se multiplient et la cavité augmente de volume. Finalement, il existe un espace intercellulaire, le plus souvent arrondi, bordé par un plus ou moins grand nombre de cellules généralement plus petites que les cellules voisines, et dans lequel pénètre l'huile essentielle formée dans les cellules. S'il existe une file de cellules mères qui donnent lieu toutes aux mêmes phénomènes, il se constitue, tout le long de l'organe où les choses se passent, un long espace intercellulaire, un canal sécréteur.

Nous pouvons donc dire que, dans tous les cas étudiés, les *canaux sécréteurs* et les *poches sécrétrices* se constituent par

écartement de cellules et jamais par destruction de tissu. Le mode de formation de ces organes est schizogène et non pas lysigène.

II. — NATURE DU TISSU SÉCRÉTEUR.

La manière dont se développent ces poches et ces canaux fait voir d'une façon incontestable que le *tissu sécréteur est un tissu vivant*. Que voyons-nous en effet? Une cellule mère qui possède un protoplasma abondant et parfois un très gros noyau. Les cellules filles présentent aussi un noyau, que l'on trouve le plus souvent tout près de la paroi cellulaire qui limite la cavité. Ces cellules se multiplient, c'est bien là le caractère propre d'un tissu vivant et pendant longtemps les cellules, ainsi formées, présentent également un noyau placé aussi tout près de la membrane paroi de l'espace intercellulaire. Nous avons, dans le courant de notre travail, cité de nombreux exemples de ce fait : *Myoporum serratum* et *ellipticum* (pl. VIII, fig. 1-3), *Canna zebrina* (pl. X, fig. 49-51), *Hydrocleis Humboldtii* (pl. XII, fig. 69-71).

Ce qui montre bien encore que les cellules sécrétrices restent vivantes pendant très longtemps, c'est la propriété qu'elles possèdent quelquefois de pouvoir se multiplier. Nous avons vu que c'est par suite d'une telle prolifération de cellules que se constituent les *thylles de canaux sécréteurs* des *Brucea*, des *Ailantus*, des *Dipterocarpus* (pl. XI et XII, fig. 55-65).

III. — GAINES DES CANAUX SÉCRÉTEURS.

Nous avons vu que très souvent les cellules qui limitent la poche sécrétrice ou le canal sécréteur éprouvent non seulement des cloisonnements radiaux qui augmentent le nombre des cellules de bordure, mais aussi des cloisonnements tangentiels qui ont pour effet de constituer autour du canal un certain nombre d'assises de cellules, généralement aplaties radialement. Les parois qui séparent les cavités cellulaires de ces cellules sont habituellement épaisses. Nous citerons, par exemple, comme présentant d'une façon toute spéciale cette

disposition, le *Brucea ferruginea* (pl. XI, fig. 55-59), le *Schinus molle* (pl. XI, fig. 52-54). La chose n'est pas toujours aussi marquée que dans ces deux cas ; souvent les assises cellulaires qui entourent les cellules de bordure ont des parois minces ; mais, alors, se sont épaissies, au moins, les parois tangentielles communes aux cellules de bordure et aux cellules de l'assise qui limitent extérieurement les premières. Ex. : *Eucalyptus callosa* (pl. VIII, fig. 8). La formation de ces assises cellulaires multiples à cellules aplaties radialement autour des cellules de bordure, même si les diverses parois restent minces, a néanmoins pour résultat de produire dans le sens radial, sur une certaine longueur, une plus grande épaisseur de paroi que si les cellules étaient plus larges et disposées par suite en assises moins nombreuses.

Nous pouvons donc dire que, d'une façon générale, *il existe autour d'un canal sécréteur une gaine protectrice spéciale et qui peut se présenter sous des aspects assez différents.*

Un fait qui montre bien nettement le rôle de protection et de soutien que jouent ces gaines, c'est celui présenté par la racine du *Philodendron Tiemsii* (1). Si une racine pousse à l'air, les canaux sécréteurs sont entourés d'une gaine de cellules sclérifiées à parois très épaisses. Cette même gaine a ses parois beaucoup moins épaissies si la racine est souterraine, et enfin elle disparaît complètement dans une racine rendue aquatique.

IV. — RÉPARTITION DES CANAUX SÉCRÉTEURS.

Si nous voulons résumer brièvement la répartition générale des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices dans les familles que nous avons étudiées, nous trouvons les résultats suivants :

Il existe seulement des poches sécrétrices chez les Myoporées, les Myrtacées, les Rutacées, les Myrsinées.

Ces poches ne se rencontrent jamais dans la racine ; on ne les trouve que dans la tige et les feuilles.

(1) Costantin, *Influence du milieu sur la racine* (Ann. des sc. nat., 7^e série, t. I, p. 161 et fig. 37-40, pl. VIII).

Il existe à la fois des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs chez les Composées (au moins dans certaines tribus), les Hypéricacées, les Clusiacées, les Aroïdées.

Celles des Composées qui possèdent des canaux sécréteurs (Tubuliflores, Radiées, Labiatiflores) en ont à la fois dans la racine, la tige et les feuilles. Quelquefois (*Tagetes*) les canaux des feuilles sont remplacés par des poches sécrétrices.

Pour les Hypéricacées, il existe des canaux sécréteurs dans la racine et dans la tige. Certains des canaux de la tige (ceux de la moelle) s'arrêtent dans la tige, ne vont pas aux feuilles ; d'autres (ceux de l'écorce) pénètrent dans le pétiole, mais ils se terminent avant d'arriver dans le limbe. Dans le limbe existent en abondance des poches sécrétrices.

Chez les Clusiacées en général, on rencontre des canaux sécréteurs à la fois dans la racine, la tige et les feuilles. Le genre *Mammea* présente une particularité analogue à celle que nous venons de citer chez les *Tagetes*. Au lieu de canaux sécréteurs, ses feuilles possèdent seulement des poches sécrétrices.

Les Aroïdées présentent des canaux sécréteurs dans tous leurs membres. Un des genres que nous avons étudiés, l'*Homalomena*, offre cette particularité curieuse que, possédant des canaux sécréteurs dans la racine et dans le pétiole, il n'a dans sa tige que des poches sécrétrices.

On rencontre uniquement des canaux sécréteurs chez les Cannées, les Anacardiées, les Simarubées, les Pittosporées, les Butomées. Ajoutons-y les Ombellifères et les Araliacées, que nous n'avons pas étudiées.

Chez les Anacardiées, on rencontre des canaux sécréteurs dans tout le corps de la plante.

Les Simarubées en ont dans leur tige et dans leurs feuilles, mais n'en présentent pas dans leur racine.

Les Pittosporées en ont dans toutes leurs parties. Il en est de même des Ombellifères et des Araliacées, ainsi que des Diptérocarpées.

Les Butomées, ou du moins l'*Hydrocleis Humboldtii*, n'en

possèdent pas dans la racine, mais en ont dans la tige et le pétiole.

Enfin les Cannées n'en ont que dans la portion souterraine de leur tige.

Ce bref résumé peut donner lieu aux remarques suivantes :

Il n'existe jamais de poches sécrétrices dans la racine.

Elles peuvent exister à la fois dans la tige et les feuilles ; ex. : Myrtacées. Mais, dans quelques cas, elles manquent presque complètement dans le premier de ces organes. Nous avons signalé que parmi les Rutacées, chez certaines espèces, *Boronia elatior*, *Coleonema album*, *Diosma cordata*, on en trouve extrêmement peu dans la tige, tandis que les feuilles de ces mêmes espèces en sont abondamment pourvues. Ce sont donc ces derniers organes qui paraissent être ceux dans lesquels se formeraient de préférence les poches sécrétrices.

Un autre fait qui a la même signification, c'est que lorsqu'une plante possède à la fois canaux sécréteurs et poches sécrétrices, les premiers se rencontrent plutôt dans les organes axiles, et les seconds dans les organes appendiculaires. Les Hypéricacées sont un bel exemple de ce fait. Les canaux médullaires restent dans la tige ; les canaux corticaux pénètrent, il est vrai, dans le pétiole, mais ils s'arrêtent avant d'avoir atteint le limbe. Les *Tagetes* et les *Mammea*, que nous avons cités, présentent encore un exemple d'une disposition analogue.

Faisons remarquer cependant que l'*Homalonema rubescens*, une Aroïdée, fait exception. Sa racine et son pétiole possèdent des canaux sécréteurs, tandis qu'on ne rencontre dans sa tige que des poches sécrétrices.

On peut dire, en résumé, que canaux sécréteurs et poches sécrétrices ne sont que deux formes différentes d'un seul et même appareil. Les canaux se trouvent, non pas exclusivement, mais surtout dans la racine, la tige ; les poches, que l'on ne trouve pas dans la racine, se manifestent surtout dans les feuilles. Mais, à part cette légère différence de situation, il n'existe guère que des ressemblances : même mode de formation et de développement, même produit contenu et mêmes fonctions.

V. — FONCTIONS DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES LATICIFÈRES.

Ces deux sortes d'organes, en effet, ont les mêmes fonctions. Les huiles essentielles ou les matières oléorésineuses qui s'y réunissent restent dans leurs cavités sans jamais être reprises par la plante pour servir de nouveau à former des tissus. Ce sont donc véritablement des substances sécrétées, et les organes qui les renferment méritent bien le nom qui leur a été donné.

Rappelons ici les raisons qui nous font penser que les vaisseaux laticifères ont un rôle analogue et sont aussi des organes de sécrétion.

Ces raisons nous ont été fournies par des expériences faites sur la *Scorzonera hispanica*. Nous avons trouvé que le latex apparaît peu de jours après le commencement de la germination, période pendant laquelle les réserves, loin de se former, se consomment habituellement; qu'à partir de ce moment, le latex va en augmentant, tandis que les matières de réserve éprouvent le sort inverse. De plus, si l'on fait s'étioler des plantes qui ont commencé à se développer à la lumière, le latex, loin de disparaître, continue à se former de plus en plus abondant, et cependant, dans de telles circonstances, la plante est dans les conditions les plus favorables pour consommer ses réserves. Enfin, si l'on fait des germinations à l'obscurité, autre cas dans lequel le végétal vit surtout aux dépens de ses réserves, le latex d'abord se forme, ensuite va constamment en augmentant.

Nous n'ignorons point que certaines autres expériences dont nous avons parlé donnent des résultats peu concordants avec ceux que nous énonçons ici. Mais ne peut-il pas arriver qu'un tissu défini par sa structure et son mode de développement ait, d'une façon générale, un certain rôle, tandis que dans des cas particuliers, dans des conditions spéciales ou encore chez certaines plantes, il puisse avoir un autre rôle?

Quoi qu'il en soit, nous reconnaissons que pour préciser le

rôle des laticifères, des recherches expérimentales nombreuses sont encore nécessaires ; mais nous croyons cependant que l'on peut énoncer la proposition suivante :

Dans le cas habituel, les vaisseaux laticifères constituent un tissu sécréteur ; le latex est constitué principalement par des matières sécrétées.

VI. — ÉPOQUE DE LA DIFFÉRENCIATION DU TISSU SÉCRÉTEUR.

Nous avons, çà et là, indiqué dans le courant de notre travail le moment où apparaissait le tissu sécréteur, soit dans un être nouveau en voie de développement, soit dans une partie de cet être en voie de formation. Résumons brièvement les résultats auxquels nous sommes parvenue ou ceux qui ont été indiqués avant nous.

Dans certaines familles de plantes, l'embryon est déjà pourvu de canaux sécréteurs. Les Clusiacées, par exemple, en possèdent dans leur tigelle et dans leurs cotylédons ; ils se différencient avant le système conducteur, bois ou liber. Le genre *Mammea* présente dans ses cotylédons, non des canaux, mais des poches sécrétrices qui sont très grandes.

Il en est de même chez certaines Composées, les *Tagetes*, par exemple. Il existe des canaux sécréteurs et dans sa radicule et dans sa tigelle. Ils se présentent sous forme de petits méats entaillés dans l'endoderme dédoublé, en face des faisceaux libériens s'il s'agit de la radicule, des faisceaux libéro-ligneux s'il s'agit de la tigelle, si toutefois il est permis d'employer dans ce cas l'expression faisceaux libéro-ligneux. Car le liber est en effet déjà différencié et facile à distinguer quand se constitue le canal sécréteur, mais on ne trouve pas encore trace d'une différenciation nette des vaisseaux ; les trachées elles-mêmes, qui se forment les premières, ne sont encore représentées que par des cellules allongées, à parois minces et non lignifiées.

Les Ombellifères, aussi, possèdent de très bonne heure des canaux sécréteurs différenciés. On en rencontre dans la tigelle

et dans les cotylédons. Dans la tigelle, par exemple, on rencontre en face des faisceaux un arc de canaux formé généralement d'un grand canal quadrangulaire médian et de chaque côté de trois à cinq plus petits.

Ailleurs, l'embryon ne possède pas de système sécréteur différencié, mais ce système se constitue dès que la graine commence à germer. C'est ce qui se produit, entre autres familles, chez les Rutacées et chez les Myrtacées. Les Conifères non plus ne possèdent pas de canaux sécréteurs dans l'embryon ; mais néanmoins ils naissent parfois de très bonne heure, car, dès l'époque où les cotylédons se débarrassent de l'enveloppe de la graine, on peut constater leur formation dans la tigelle ; tel est le cas du *Pinus maritima*. Mais leur naissance n'est pas aussi hâtive dans d'autres genres ; car, à cet état de développement, la jeune plantule de *Thuya orientalis*, *Juniperus lycia*, *Cedrus deodara*, ne possède pas encore de canaux sécréteurs.

Quand un jeune organe se forme, s'il doit posséder des organes sécréteurs, c'est de très bonne heure qu'il les acquiert. Ainsi, dans une jeune racine de *Pittosporum*, les cellules sécrétrices sont presque les premières qui se distinguent de toutes les autres encore semblables entre elles, et qui acquièrent le plus tôt leurs caractères propres. « Alors qu'aucun vaisseau, qu'aucun tube criblé n'est encore différencié dans le cylindre central, comme le dit M. Van Tieghem, on voit déjà les canaux sécréteurs développés dans le péricycle et pleins d'huile. »

Il en est à peu près de même dans les jeunes feuilles. Nous l'avons vu dans le *Citrus Aurantium*, une feuille d'un à deux millimètres présente déjà des poches sécrétrices, alors qu'il existe à peine quelques tubes criblés différenciés et que le bois se réduit à quelques vaisseaux encore isolés !

Les jeunes feuilles de *Mammea*, d'*Hypericum*, etc., donnent lieu à des remarques analogues. Quand les poches sécrétrices y prennent naissance, le mésophylle des feuilles n'est encore constitué que par un parenchyme à cellules isodiamétriques presque homogène. Et, le plus souvent, elles ont déjà atteint

une grande taille ; elles sont déjà bordées par un grand nombre de cellules lorsque le parenchyme de la feuille se différencie en tissu en palissade et en tissu lacuneux.

Si nous étendons cet ordre de considérations aux vaisseaux laticifères, nous arrivons à des résultats identiques aux précédents. Nous avons vu, par exemple, que chez le *Scorzonera hispanica*, le latex commence à se former dès le deuxième ou le troisième jour de la germination. On sait en outre que chez les Euphorbes, les cellules à latex sont des premières qui se différencient dans l'embryon.

Un être vivant est le siège incessant de phénomènes d'assimilation et de phénomènes de désassimilation ; constamment de nouvelles quantités de substances sont incorporées à ses tissus, et de nouvelles quantités de substances cessent de faire partie de ces mêmes tissus. De là l'utilité pour la plante, si elle doit posséder des appareils sécréteurs différenciés, de se les constituer dès les premières phases de son développement.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

En résumé, le tissu que nous nous sommes proposé d'étudier dans ce travail est un tissu vivant. Il naît toujours de la même manière, par division et dissociation, non par destruction et résorption de cellules. C'est un tissu sécréteur. Il se présente sous deux formes : sous celle de canal ou sous celle de poche, et dans un cas comme dans l'autre, il est généralement entouré d'une gaine protectrice. Les deux formes se rencontrent soit isolées, soit réunies. Mais on ne rencontre jamais de poches dans les racines, tandis qu'elles sont fréquentes surtout dans les feuilles. Les familles les plus diverses présentent soit l'une, soit l'autre de ces formes, soit toutes les deux. Le système sécréteur constitué par ces deux sortes d'organes se fait remarquer par sa différenciation précoce, soit dans l'être qui en possède, soit dans les parties de plantes où il se rencontre.

Ce travail a été fait au Laboratoire d'organographie et de physiologie végétale du Muséum d'histoire naturelle, sous la direction de M. le professeur Van Tieghem, qui m'a toujours prodigué les plus précieux et les plus bienveillants conseils. Je le prie d'agréer l'expression de ma respectueuse gratitude.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres communes.

<i>ps.</i> Poche sécrétrice.	<i>c. s.</i> Canal sécréteur
<i>éc.</i> Écorce.	<i>moe.</i> Moelle.
<i>b.</i> Bois.	<i>lb.</i> Liber.
<i>end.</i> Endoderme.	<i>p.</i> Péricycle.
<i>ép.</i> Épiderme.	<i>més.</i> Mésophylle.
<i>l.</i> Lacune de la poche sécrétrice ou du canal sécréteur.	

PLANCHE VIII.

Fig. 1-5. *Myoporum*.

Fig. 1. Coupe transversale voisine de l'extrémité d'une jeune *tige* de *Myoporum serratum*. Une cellule corticale mère de la poche sécrétrice est divisée en quatre cellules filles dont chacune présente un noyau.

Fig. 2. Coupe de la *tige* passant à travers une poche plus âgée. La lacune centrale est formée et les noyaux des cellules filles sont voisins des parois qui bordent cette lacune.

Fig. 3. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myoporum ellipticum*. A la phase figurée sur la figure, les cellules de bordure ont beaucoup augmenté en nombre. Il y a eu des cloisonnements radiaux et aussi des cloisonnements tangentiels. Les cellules sécrétrices possèdent encore leur noyau. L'épiderme est un peu surélevé au-dessus de la poche.

Fig. 4. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myoporum parvifolium*. Poche sécrétrice complètement développée. Les cellules de bordure très allongées tangentiellement, contiennent en grand nombre des gouttelettes huileuses *gh*, de tailles diverses.

Fig. 5. Feuille de *Myoporum parvifolium*, grossie trois fois. La surface de l'épiderme présente de nombreuses bosselures qui correspondent aux endroits où se développent les poches sécrétrices.

Fig. 6-10. *Eucalyptus*.

Fig. 6. Coupe transversale d'une jeune *tige* d'*Eucalyptus callosa*. La cellule mère d'une poche, séparée de l'épiderme par deux assises de cellules, s'est divisée, et la lacune est déjà formée.

Fig. 7. Poche plus âgée de la même plante. Les quatre cellules filles se sont allongées tangentiellement et la lacune s'est agrandie.

Fig. 8. Poche sécrétrice encore plus développée. Nombreuses cellules de bordure à parois épaisses du côté du tissu environnant. L'huile essentielle est contenue dans une cellule particulière, *r*; provenant de la croissance vers l'intérieur de la poche, puis de la division, d'une cellule de bordure.

Fig. 9 et 10. Poche sécrétrice plus grossie pour montrer la cellule spéciale qui contient l'huile essentielle.

Fig. 11-13. *Myrtus*.

Fig. 11. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myrtus microphylla*. C'est une cellule épidermique qui donne naissance à la poche. Les quatre cellules filles commencent à se séparer.

Fig. 12. Coupe transversale d'une *tigelle* de *Myrtus latifolia*. Poche sécrétrice en voie de développement. Les deux cellules filles supérieures, c'est-à-dire extérieures, se sont divisées chacune par une cloison parallèle à l'épiderme.

Fig. 13. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myrtus communis*. Poche sécrétrice sous-épidermique. Les cellules de bordure se sont divisées radialement et tangentiellement.

Fig. 14-15. *Melaleuca*.

Fig. 14. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Melaleuca decussata*. Poche sécrétrice provenant d'une cellule sous-épidermique. La lacune commence à se former.

Fig. 15. Cellules de bordure plus nombreuses et cavité plus grande.

Fig. 16-20. *Citrus*.

Fig. 16. Coupe transversale de la *tigelle* de *Citrus aurantium*. La cellule mère appartient à l'épiderme; elle est divisée par deux cloisons rectangulaires.

Fig. 17. État plus avancé. Les cellules filles écartées sont allongées tangentiellement et limitent une cavité losangique. Leur croissance a refoulé le tissu sous-jacent.

Fig. 18. Coupe transversale de la *tigelle* montrant quel est le développement des faisceaux au moment où la poche sécrétrice est à l'état représenté dans la figure précédente. Le liber est très peu développé et les vaisseaux du bois ne forment pas encore une zone continue.

Fig. 19. Poche un peu plus développée que dans la figure 17. Les deux cellules extérieures se sont divisées par une cloison parallèle à la surface de l'épiderme.

Fig. 20. Poche très développée. Autour de la lacune, plusieurs assises de cellules provenant des cloisonnements tangentiels des cellules de bordure.

Fig. 21-22. *Myrsine*.

Fig. 21. Coupe transversale du pétiole de *Myrsine africana*. Les cellules filles d'une cellule de l'écorce laissent déjà entre elles un petit méat, *mé*.

Fig. 22. La lacune s'est agrandie et il y a six cellules de bordure.

PLANCHE IX.

Fig. 23. *Myrsine*.

Fig. 23. Lacune plus grande encore. Cellules de bordure au nombre de dix. Les membranes qui leur sont communes avec les cellules de l'assise plus extérieure sont épaisses.

Fig. 24-25. *Tagetes*.

Fig. 24. Section transversale de la moitié du cône racinaire du *Tagetes patula*. Les cellules de l'endoderme situées en face du liber se sont divisées en deux; ces diverses cellules arrondissant leurs angles, il en résulte de petits méats quadrangulaires, *mo*. Les méats extrêmes sont triangulaires, *m'o'*. La zone interne de l'écorce a ses cellules disposées en files radiales et en bandes concentriques. Entre les diverses cellules, il y a des méats quadrangulaires.

Fig. 25. Coupe transversale de la tige de *Tagetes erecta*. Le canal sécréteur est bordé par sept cellules et situé en face du liber, en dehors de l'assise à plissements. Les cellules de bordure se sont divisées par une cloison tangentielle.

Fig. 26-30. *Hypericum*.

Fig. 26. Section transversale d'une jeune tige d'*Hypericum floribundum*. Les cellules mères des canaux sécréteurs appartiennent à l'assise la plus externe du péricycle. A l'état représenté dans la figure, il n'y a encore que quatre cellules de bordure. Les cellules qui avoisinent le canal sécréteur contiennent des grains d'amidon.

Fig. 27. Canal un peu plus large. L'assise externe du péricycle donne naissance à du suber, *sub*, qui exfolie toute l'écorce.

Fig. 28. Canal plus développé et bordé par six cellules.

Fig. 29. Coupe de l'extrémité d'une feuille d'*Hypericum calycinum*. Mésophylle encore homogène, poche sécrétrice entourée déjà d'un grand nombre de cellules.

Fig. 30. Coupe du limbe adulte. *pp*, parenchyme en palissade; *pl*, parenchyme lacuneux. Poche sécrétrice développée complètement. *mâc*, macle d'oxalate de chaux.

Fig. 31-34. *Mammea*.

Fig. 31. Coupe transversale de la *racine* de *Mammea americana*. Canal sécréteur formé dans l'*écorce*, très étroit encore et bordé par quatre cellules seulement.

Fig. 32. Canal agrandi et bordé par sept cellules. Une d'elles s'est divisée par une cloison tangentielle *ct*.

Fig. 33. Section transversale de la *tige*. Canal sécréteur formé dans la *moelle*; les cellules qui le limitent sont au nombre de douze, et elles sont beaucoup plus petites que les cellules environnantes.

Fig. 34. Coupe transversale de l'extrémité de la *feuille*. Canal déjà très développé dans un mésophylle peu différencié.

Fig. 35-36. *Clusia*.

Fig. 35. Section transversale de la *tigelle* de *Clusia rosea*. Canal sécréteur formé dans l'*écorce* et déjà bordé par huit cellules.

Fig. 36. Section transversale de la *tige* de *Clusia flava*. Le canal, né dans l'*écorce*, est bordé par un grand nombre de cellules beaucoup plus petites que les cellules environnantes.

Fig. 37-39. *Homalonema*.

Fig. 37. Coupe transversale de la *racine* d'*Homalonema rubescens*. Canal sécréteur né dans l'*écorce*, encore très étroit et limité seulement par quatre cellules.

Fig. 38. Canal plus développé et bordé par six cellules.

Fig. 39. Canal encore plus large et bordé par neuf cellules.

Fig. 40-41. *Raphidophora*.

Fig. 40. Coupe transversale de la *tige* de *Raphidophora pinnata*. Canal né dans l'*écorce*, n'existant encore qu'à l'état de petit méat, *mé*, provenant de l'écartement de quatre cellules. Les cellules qui le limitent, ainsi que les autres cellules de l'*écorce*, possèdent de gros noyaux, *n*.

Fig. 41. Canal plus développé et commençant à prendre une forme irrégulière.

PLANCHE X.

Fig. 42-43. *Raphidophora*.

Fig. 42. Canal encore plus large et de section irrégulière. Une des cellules de bordure se divise par une cloison tangentielle, *ct*.

Fig. 43. Canal encore plus large et bordé de cellules nombreuses, parmi lesquelles quelques-unes font saillie à son intérieur en forme de papilles *pa*.

Fig. 44. — Canal complètement développé. *pa*, papille. Les cellules de l'écorce contiennent en grand nombre de petits grains d'amidon.

Fig. 45-51. *Canna*.

Fig. 45. Coupe transversale de la base de la tige de *Canna sanguinea*. — *gr*, groupe de petites cellules de la moelle différenciées qui, par leur écartement, constitueront la cavité du canal sécréteur.

Fig. 46. Les petites cellules *gr* se sont écartées et la cavité s'est formée.

Fig. 47. Coupe transversale du rhizome. Canal bordé par un assez grand nombre de petites cellules.

Fig. 48. Canal sécréteur complètement formé.

Fig. 49. Coupe transversale du rhizome de *Canna zebrina*. Canal médullaire déjà bordé d'un assez grand nombre de petites cellules.

Fig. 50. Canal plus développé. Quelques cellules s'avancent en papille, *pa*, dans sa cavité.

Fig. 51. Canal encore plus développé. A cet état, il existe encore des noyaux dans les cellules de bordure, ils touchent la paroi qui limite le canal. Les grandes cellules de la moelle contiennent de l'amidon *a*.

PLANCHE XI.

Fig. 52-54. *Schinus*.

Fig. 52. Coupe transversale du pétiole de *Schinus molle*. Début du canal sécréteur formé dans le liber. Sa section est allongée.

Fig. 53. État plus avancé. Il s'est produit de nombreuses cloisons radiales et tangentielles. A cet état, le faisceau libéro-ligneux ne présente encore qu'une seule trachée, *tr*.

Fig. 54. Canal encore plus développé et entouré de nombreuses assises de petites cellules à parois épaisses. — *v*, vaisseaux du faisceau.

Fig. 55-59. *Brucea*.

Fig. 55. Coupe transversale d'un rameau de *Brucea ferruginea*. Le canal sécréteur doit son origine à l'écartement de cellules du bois primaire, *bp*.

Fig. 56. Coupe transversale d'un rameau d'un à deux ans. Cellules de bordure très nombreuses et ayant donné naissance à beaucoup d'assises cellulaires concentriques. Certaines des cellules présentent des ponctuations, tant celles qui limitent directement le canal, *cp*, que les voisines plus extérieures, *c'p'*. Certaines cellules proéminent dans l'intérieur du canal, *th*; c'est le début d'un thylle.

Fig. 57. Coupe transversale d'un rameau présentant un canal presque bouché par une cellule de bordure *th*. — *cp* et *c'p'*, cellules ponctuées.

Fig. 58. Coupe d'un rameau de trois à quatre ans. Plusieurs des cellules de bordure font saillie dans le canal *th*. — *v*, vaisseaux du bois secondaire ; *pl*, parenchyme ligneux secondaire.

Fig. 59. Coupe d'un rameau de même âge dans lequel les cellules de bordure se sont accrues et multipliées, donnant de la sorte un tissu, *thylle*, qui obstrue presque complètement le canal. — *mé*, méat subsistant entre les cellules du thylle ; *cp*, cellules ponctuées.

PLANCHE XII.

Fig. 60-61. *Ailantus*.

Fig. 60. Coupe transversale d'un rameau de deux ans d'*Ailantus glandulosa*. Le canal sécréteur se forme dans le bois primaire par écartement de cellules, qui ensuite se divisent plusieurs fois tangentielllement, de façon à former plusieurs assises concentriques. — *th*, cellule de bordure proéminent dans le canal ; *a*, grains d'amidon.

Fig. 61. Coupe transversale d'un rameau de deux ans montrant un canal plus développé que le précédent. — *th*, cellules qui formeront un thylle.

Fig. 62-65. *Dipterocarpus*.

Fig. 62. Section transversale du bois secondaire d'un rameau âgé de *Dipterocarpus*. — *v*, large vaisseau appartenant au bois secondaire ; *th*, thylle à l'intérieur du vaisseau, renfermant des grains d'amidon, *a*, *cl*, cellules ligneuses contenant aussi de l'amidon.

Fig. 63. Coupe transversale d'un rameau âgé. — *v*, large vaisseau du bois secondaire montrant à son intérieur trois cellules ayant pénétré dans le vaisseau par les ponctuations et y ayant formé un thylle.

Fig. 64. Coupe transversale du bois secondaire d'un rameau. — *th*, cellule formant un thylle dans un canal sécréteur ; *a*, grains d'amidon dans des cellules ligneuses.

Fig. 65. Coupe transversale du bois primaire de la tige. — *th*, début de thylle dans un canal sécréteur.

Fig. 66-68. *Pittosporum*.

Fig. 66. Coupe transversale d'une tige de *Pittosporum Tobira*. Canaux sécréteurs formés dans le *péricycle*. Deux d'entre eux, *cs* et *c's'*, se touchent par leurs cellules sécrétrices.

Fig. 67. Coupe transversale d'une tige. Deux canaux sécréteurs, *cs*, *cs*, arrivent à avoir leurs cavités en communication par suite de l'écartement des cellules sécrétrices qui les séparaient. *c's'*, autre canal sécréteur dont

les cellules sécrétrices sont séparées de celles des deux autres par une assise de cellules.

Fig. 68. Coupe transversale d'une *racine*. Canal sécréteur formé dans le *péricycle en face du bois*, et limité par cinq cellules, l'une des quatre primitives s'étant divisée par une cloison radiale *c*.

Fig. 69-71. *Hydrocleis Humboldtii*.

Fig. 69. Coupe transversale de la *tige aérienne* de l'*Hydrocleis Humboldtii*. Canal sécréteur formé dans le parenchyme *cortical* et bordé par quatre cellules seulement, pourvues chacune d'un noyau *n*, contre sa paroi interne. — *cp*, cellule du parenchyme ayant un noyau *n'*.

Fig. 70. Canal plus âgé; cinq cellules de bordure. — *cp*, cellule du parenchyme.

Fig. 71. Canal encore plus développé.

Vu et approuvé, Paris, le 24 novembre 1887.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 25 novembre 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Caractères des Oiseaux, y compris les formes disparues.

GÉOLOGIE. — Constitution géologique générale de l'Amérique du Nord; ses rapports avec l'Europe au point de vue stratigraphique.

Vu et approuvé, Paris, le 24 novembre 1887.

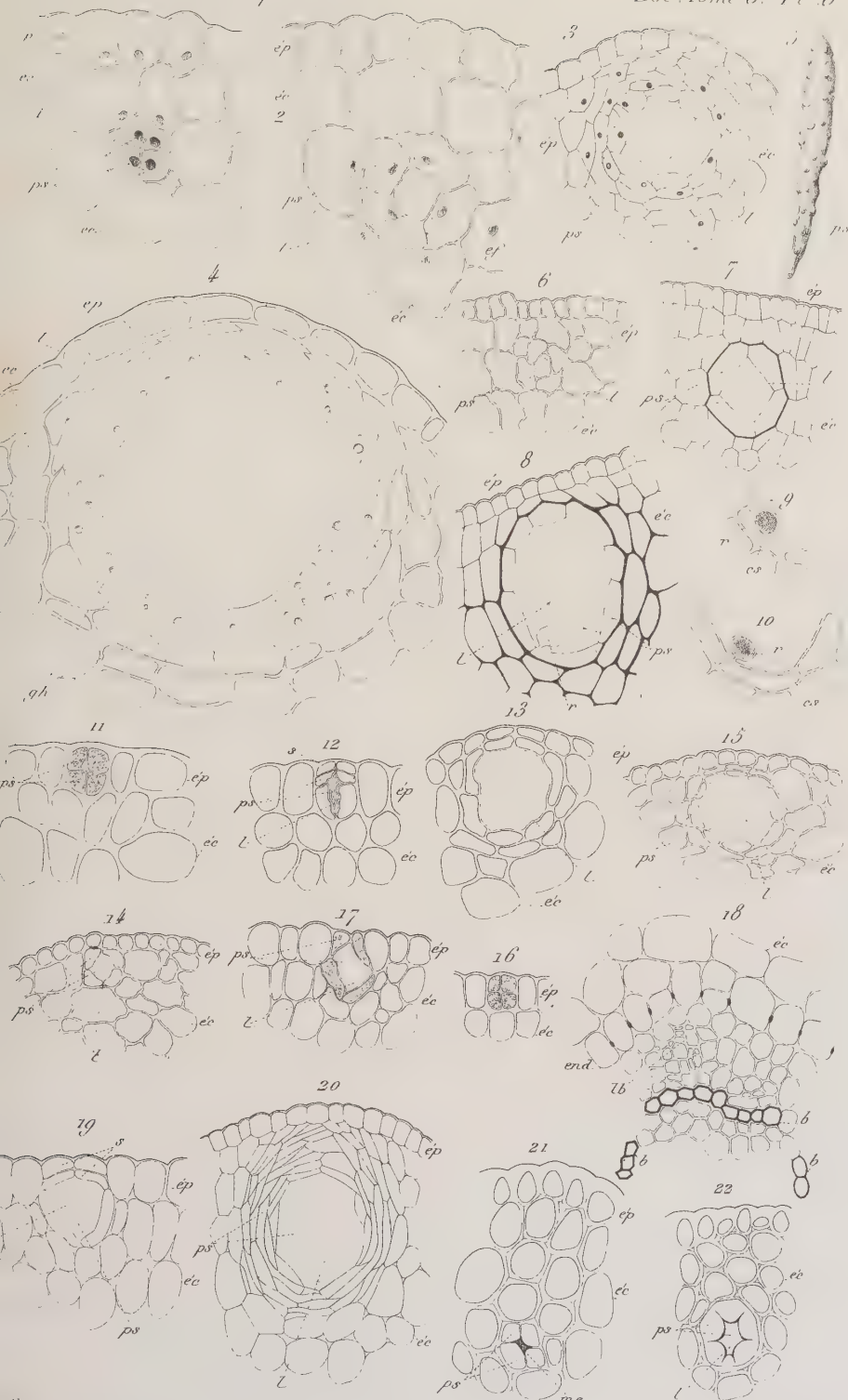
Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

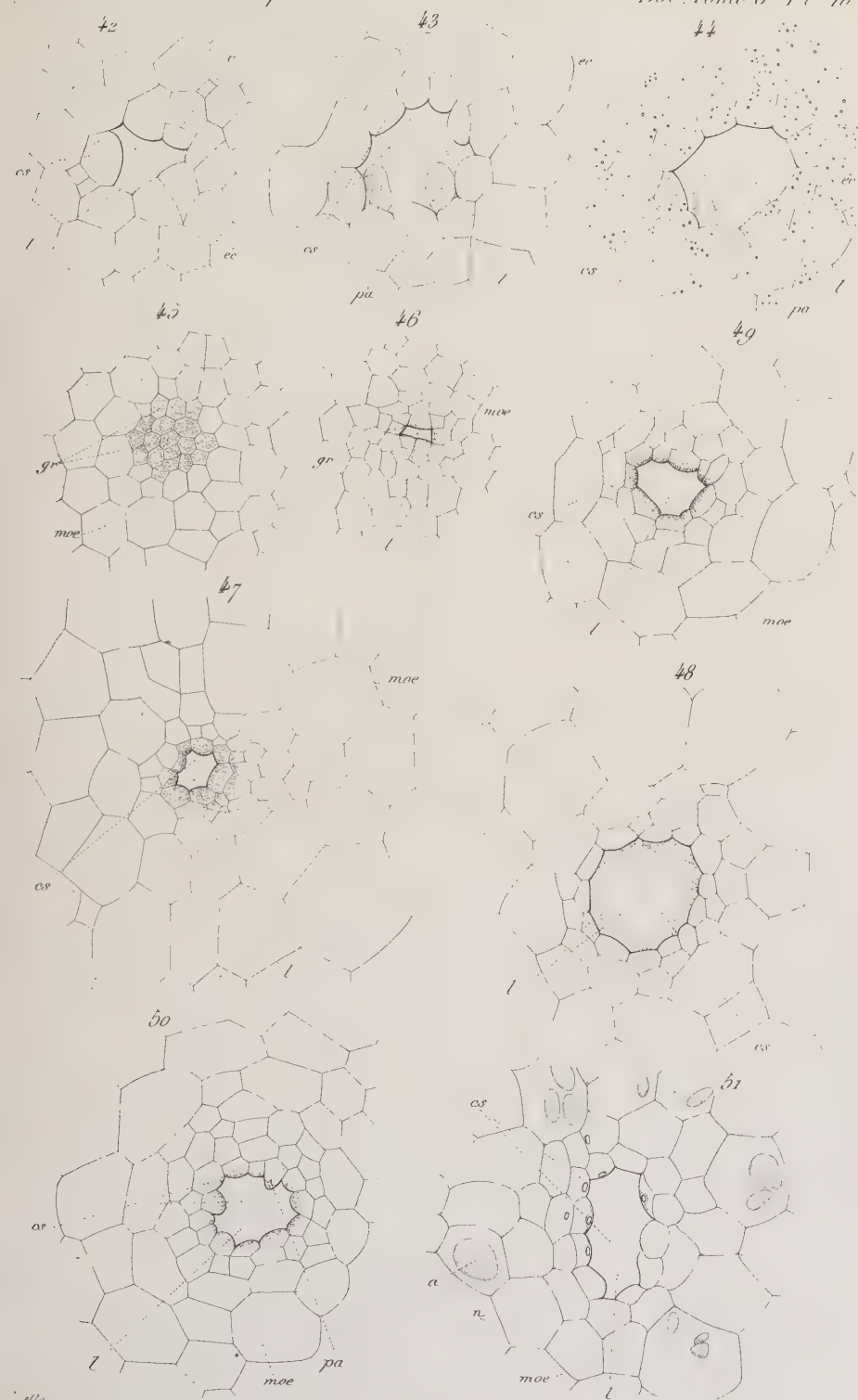
Vu et permis d'imprimer, le 25 novembre 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.



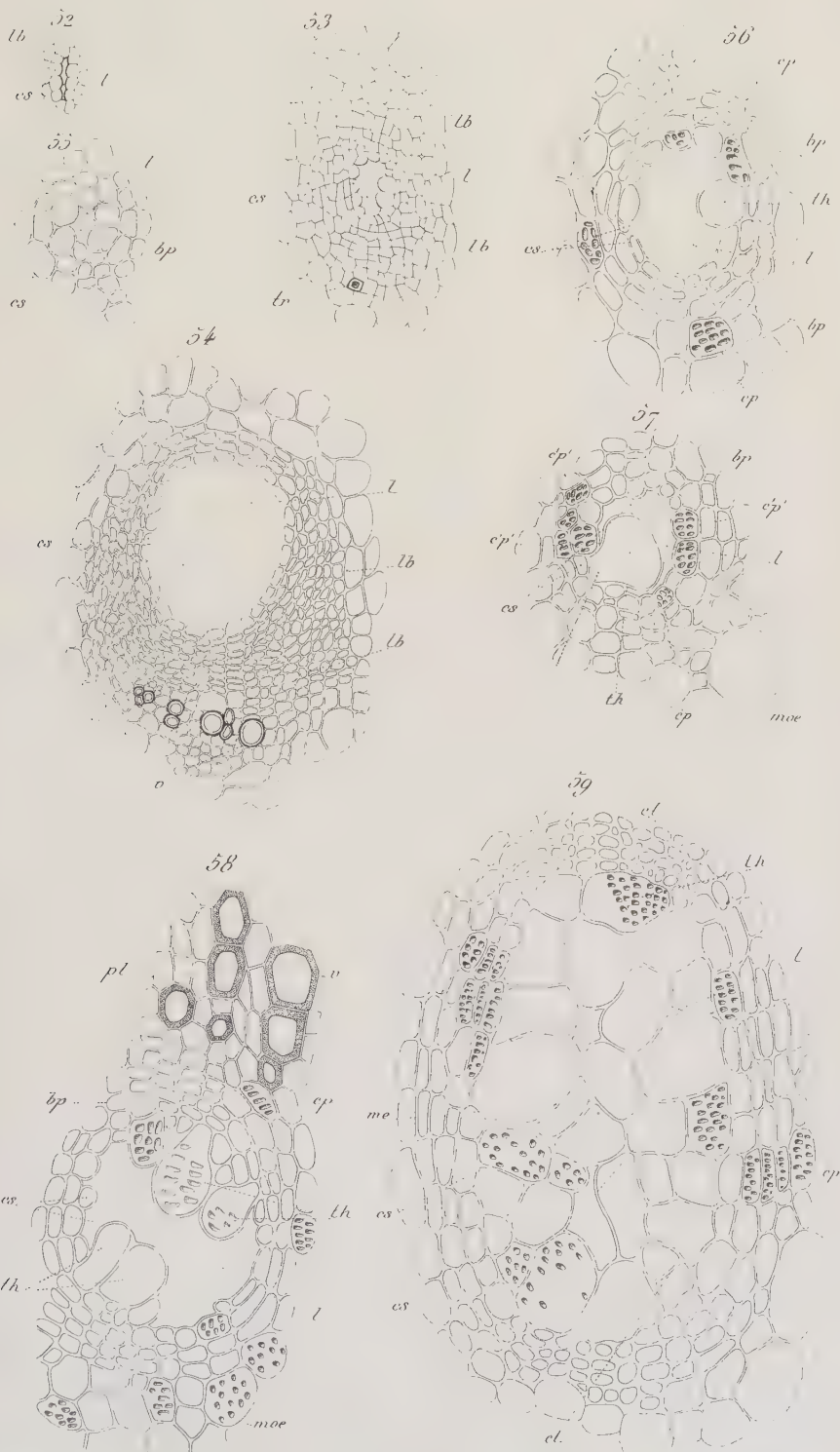
Canaux sécréteurs. et poches sécrétrices.



M. M. Leblond del.

Dufour. sc.

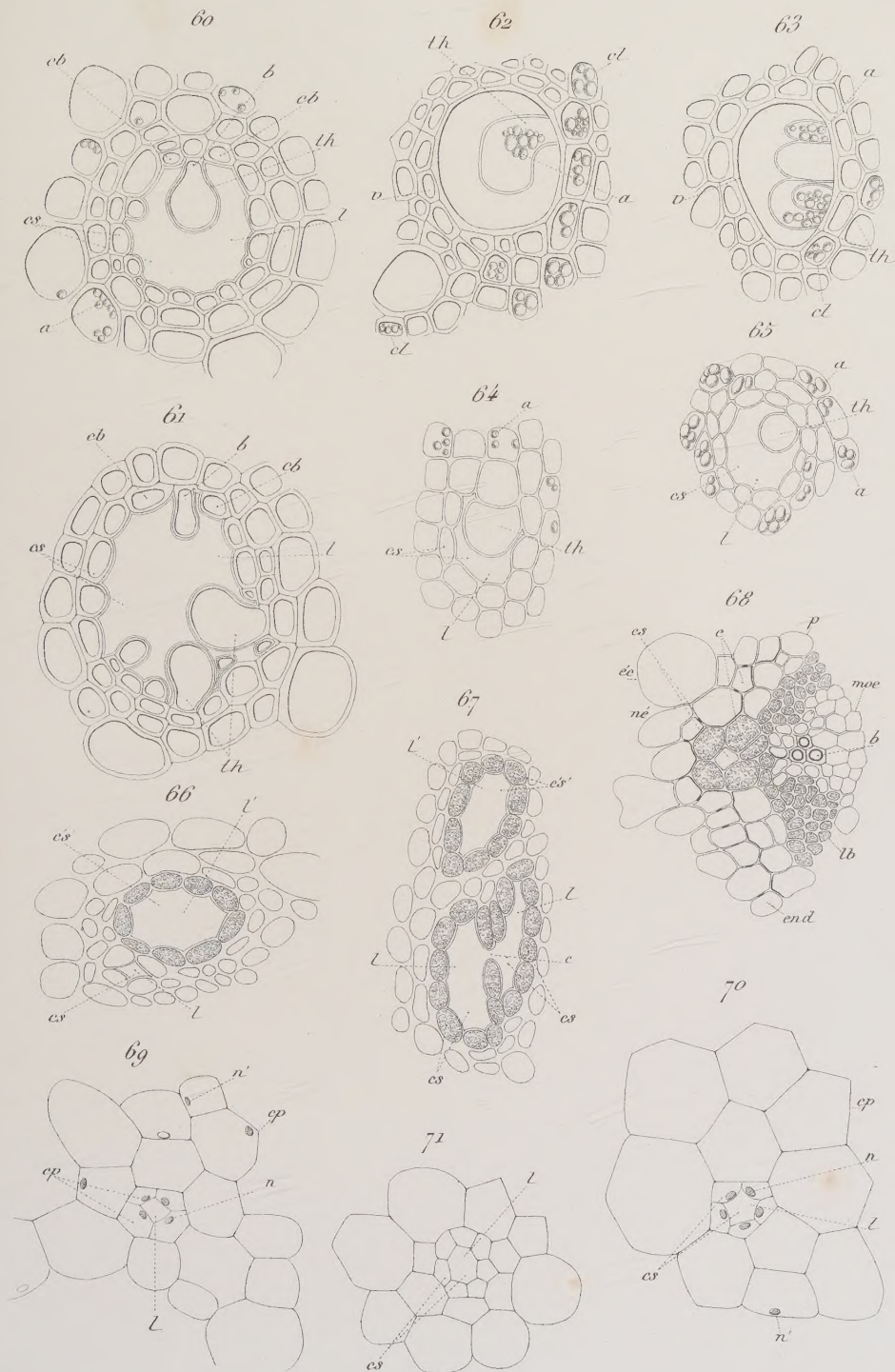
Canaux sécréteurs. et poches sécrétrices.



H. de la Harpe del.

Prof. de la Harpe

Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.



M. Ledebour del.

Dufour sc.

Canaux sécréteurs. et poches sécrétrices.



